

**Untersuchungen zu Taktik und Kriterien der Weibchenwahl
sowie zur Bedeutung von Kommunikationssignalen
bei einem neotropischen Pfeilgiftfrosch:
*Oophaga pumilio***

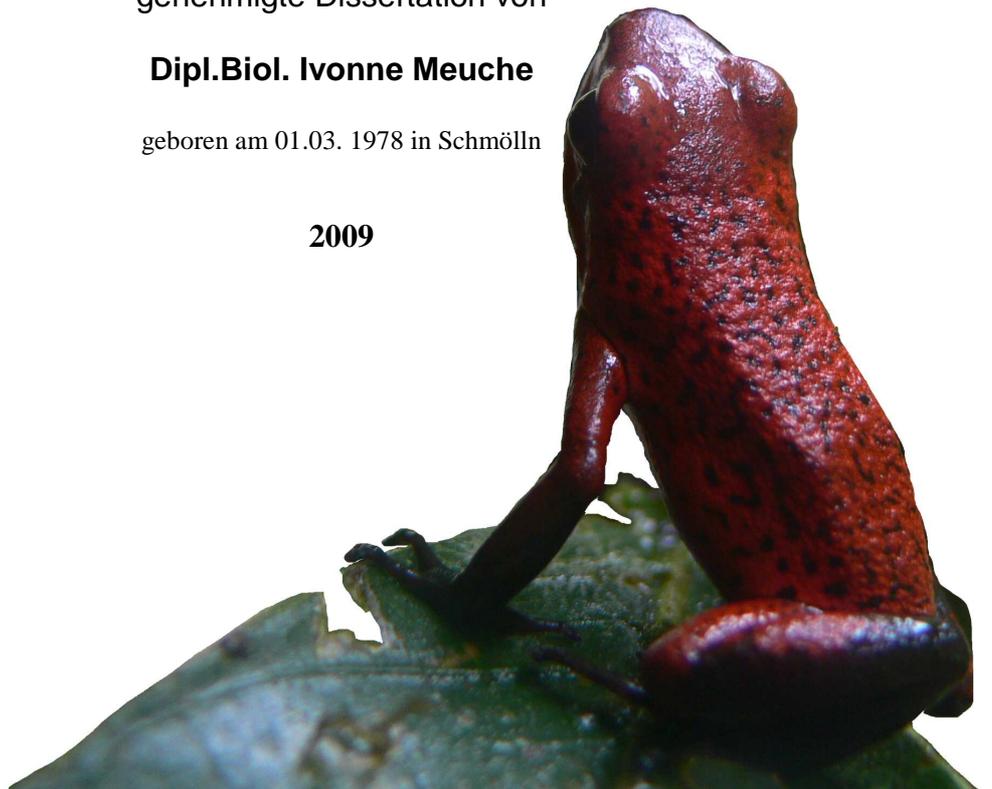
**Von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Gottfried Wilhelm Leibniz Universität Hannover
zur Erlangung des Grades
Doktorin der Naturwissenschaften
Dr. rer. nat.**

genehmigte Dissertation von

Dipl.Biol. Ivonne Meuche

geboren am 01.03. 1978 in Schmölln

2009



Referentin: Prof. Dr. H. Pröhl

Korreferent: Prof. Dr. K. E. Linsenmair

Tag der Promotion: 14.01.2009

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschäftigte sich mit (1.) der Taktik und den Präferenzen bei der Weibchenwahl, (2.) der intrasexuellen Konkurrenz und den Kommunikationssignalen von Männchen und (3.) der weiblichen Aggressivität beim tagaktiven, aposematisch gefärbten Erdbeerfröschchen (*Oophaga pumilio*). Bei dieser Pfeilgiftfroschart verteidigen die Männchen individuelle Territorien, konkurrieren um die Weibchen und leisten geringe Brutpflege (bewässern die Gelege bis zum Schlupf der Kaulquappen). Die Weibchen hingegen übernehmen den Hauptteil der Brutpflege. Sie transportieren die geschlüpften Kaulquappen zu kleinen Wasserkörpern (z.B. Blattachseln von Bananen oder Bromelien) und kehren in regelmäßigen Abständen zu den oophagen Larven zurück, um diese bis zum Erreichen der Metamorphose (nach 6-8 Wochen) mit unbefruchteten Nähreiern zu füttern. Während sich bisherige Studien vor allem auf das Fortpflanzungsverhalten der Männchen konzentriert haben, fehlen detaillierte Untersuchungen über das Fortpflanzungsverhalten der Weibchen und die Bedeutung von Kommunikationssignalen beim Erdbeerfröschchen.

Während drei Fortpflanzungsperioden habe ich das Verhalten beider Geschlechter unter natürlichen und experimentellen Bedingungen untersucht. Die Ergebnisse zeigten, dass die Distanz zum Paarungspartner für paarungsbereite Weibchen das Hauptentscheidungskriterium bei der Partnerwahl darstellte. Die Weibchen wanderten nicht von Männchen zu Männchen sondern paarten sich mit dem nächsten Männchen unabhängig von dessen Merkmalen (akustische oder physische Merkmale, Territoriengröße, durchschnittliche Überlebensrate der Gelege). Auch während der im Home Range des jeweiligen Weibchens durchgeführten Playbackexperimente bevorzugten die Weibchen den nächstgelegenen Lautsprecher. Sie diskriminierten nicht zwischen hoher und niedriger Ruftrate, zeigten allerdings eine Präferenz für tieffrequente Rufe. Diese bestehende Präferenz für tieffrequente Rufe konnte jedoch durch Distanzunterschiede zwischen Weibchen und Schallquelle aufgehoben werden, so dass auch die Playbackexperimente die Distanz als Hauptentscheidungskriterium der Weibchenwahl bestätigten. Diese geringe Selektivität der Weibchen scheint das Resultat hoher mit der Partnerwahl assoziierter Kosten (z.B. Risiko des kompletten Gelegeverlustes) bei gleichzeitig geringem Nutzen (geringe Varianz zwischen den Männchen) zu sein.

Bei männlichen Erdbeerfröschchen wurde sowohl die relative Bedeutung von Weibchenverfügbarkeit und Eindringlingsdruck zur Regulation der Territoriengröße untersucht als auch die während territorialer Auseinandersetzungen eingesetzten akustischen Kommunikationssignale. Die starke intrasexuelle Konkurrenz zwischen Männchen um Gebiete mit hoher Weibchendichte (und damit assoziiertem hohem Paarungserfolg)

beeinflusste die Größe der männlichen Territorien im Untersuchungsgebiet: In Gebieten mit hoher Weibchendichte verteidigten Männchen kleinere Territorien. Der Eindringlingsdruck korrelierte positiv mit der Territoriengröße. Unsere Ergebnisse deuteten einen Kompromiss zwischen den Kosten (durch Eindringlinge verursachter Druck) und dem Nutzen (hohe Dichte potentieller Paarungspartner) an. Nur Männchen mit guter Kondition waren in der Lage, kleine Territorien in qualitativ hochwertigen Gebieten (mit hoher Weibchendichte) zu verteidigen. Dies ist wahrscheinlich auf die besseren kämpferischen Fähigkeiten von Männchen mit guter Kondition zurückzuführen, welche diese Fähigkeiten während territorialer Konflikte in einer tiefen dominanten Ruffrequenz kodierten. Der in anderen Studien gefundene, nicht in Verbindung mit weiblichen Präferenzen stehende, negative Zusammenhang zwischen der dominanten Frequenz der Rufe und dem Paarungserfolg eines Männchens scheint somit auf intrasexuelle Konkurrenz zurückzuführen zu sein.

Ich konnte darüber hinaus erstmals zeigen, dass nicht nur männliche sondern auch weibliche Erdbeerfröschen individuelle Territorien verteidigen. Während das Territorialverhalten der Männchen vor allem mit der Fortpflanzung assoziiert war, schienen Weibchen Nahrungsressourcen gegenüber anderen Weibchen zu verteidigen.

Meine Ergebnisse untermauern die Bedeutung der Untersuchung der Verhaltensökologie beider Geschlechter für das Verständnis von Paarungssystemen.

Schlagworte: sexuelle Selektion, Kommunikationssignale, Territorialität

Abstract

This thesis is concerned with (1) the tactic of female mate choice and female preferences, (2) intrasexual competition and the communication signals of males and (3) female aggressive behaviour in the strawberry poison frog *Oophaga pumilio*. In this diurnal, aposematic species, males are territorial, compete for females and provide little parental care (moistening the clutch until the tadpoles hatch) while females invest more in their offspring. They transport their tadpoles to small water bodies, mostly water-filled leaf axils of bananas, bromeliads or *Heliconia*. Then females visit their offspring every few days and feed them with unfertilised eggs during several weeks until metamorphosis occurs. Recent studies have concentrated on male territoriality and mating behaviour. So far, female behaviour and communication signals have received much less attention. During three breeding periods, I studied the behaviour of both sexes under natural and experimental conditions. My results suggest that the distance to potential mates is the crucial criterion for mate choice in female strawberry poison frogs. Females did not move from male to male but accepted the first male they encountered on the oviposition day. Also during playback experiments females preferred the nearest speaker. They did not discriminate between low and high call rates but preferred low frequency calls. When we gave each female a choice between a near speaker emitting high frequency calls and a distant speaker emitting low frequency calls significantly more females showed a preference for the near speaker. Thus females of *O. pumilio* accept less attractive calls (such as high frequency calls) in favour of proximity. They do not prefer certain call parameters that might indicate male quality but mate with the closest caller. This is probably the result of high mate-search costs (e.g. risk of losing the whole clutch) and small benefits (low variation among males).

I also investigated the relative importance of female availability and pressure caused by male intruders for the regulation of territory size of male strawberry poison frogs *Oophaga pumilio*. I showed that males defended smaller territories in areas with high female density. Intrusion pressure was positively correlated with territory size. My results suggested a trade-off between costs (intrusion pressure) and benefits (density of potential mates). Only males in good body condition were able to defend small territories in areas with high female density. This is probably due to better fighting abilities of males in good condition. My results further showed that males lowered their dominant frequency during agonistic interactions. Because only males in good condition were able to produce very low dominant frequencies, the observed decrease in dominant frequency appears to be an honest signal containing

information about fighting abilities. Thus, the negative correlation between dominant frequency and mating success of males found in previous studies seems to be the result of intrasexual competition between males rather than to be a product of female preferences for low-frequency calls.

Most studies on the territorial behaviour of strawberry poison frogs have focused on males. Although it has been shown that females are aggressive toward other females, detailed information about the reasons for this observed behaviour could not be identified. In the present study, I show, for the first time, that females are territorial too. They defend their core area against other intruding females. My observations lead to the hypothesis that females compete for good feeding sites.

My results emphasize the importance of investigating females and males to get a complete understanding of breeding systems.

Key words: sexual selection, communication signals, territoriality

Inhaltsverzeichnis

<u>Kapitel 1: Gesamteinleitung</u>	1
Sexuelle Selektion	2
Paarungssysteme und sexuelle Selektion bei Anuren	6
Studienobjekt und Arbeitshypothesen	9
Untersuchungsfläche	13
<u>Kapitel 2: Taktik und Kriterien der Partnerwahl beim neotropischen Erdbeerfröschchen (<i>Oophaga pumilio</i>)</u>	15
Zusammenfassung	16
Einleitung	17
Material und Methoden	21
Untersuchungsgebiet	21
Klimaparameter	22
Verhaltensbeobachtungen	22
Weibchen	22
Männchen	24
Datenanalyse	24
Analyse der Rufe	24
Territorien und Home Ranges	26
Kondition	27
Gelege	27
Partnerwahl	28
Playbackexperimente	30
Herstellung synthetischer Rufe	30
Versuchsdurchführung	30
<i>Experimente zur Rufrate</i>	32
<i>Experimente zur Frequenz</i>	33
<i>Experimente zur Distanz</i>	33
Statistische Auswertung	35

Ergebnisse	36
Eiablage	36
Gelegemortalität	39
Partnerwahlverhalten der Weibchen	39
Anzahl der Kontaktmännchen	39
Präferenzen	40
<i>Distanz</i>	40
<i>Qualitäten der Männchen</i>	42
<i>Anzahl und Qualitäten weiterer Paarungspartner</i>	45
Playbackexperimente	45
<i>Rufrate</i>	46
<i>Frequenz</i>	46
<i>Distanz</i>	47
<i>Distanz-Frequenz</i>	47
<i>Vergleich zwischen den Experimenten</i>	48
Diskussion	48
Präferenzen	48
Taktik der Partnerwahl	51

Kapitel 3: Auswirkungen intrasexueller Konkurrenz zwischen Männchen auf Territoriengrößen und bioakustische Kommunikationssignale beim Erdbeerfröschchen (*Oophaga pumilio*) 56

Zusammenfassung	57
Einleitung	58
Material und Methoden	60
Untersuchungsgebiet	60
Verhaltensbeobachtungen	61
Datenanalyse	62
Kondition	62
Territorien	62
Analyse der Rufe	63

Playbackexperimente	64
Durchführung	64
Auswertung	65
Ergebnisse	66
Territoriengröße	66
Reaktion auf Eindringlinge	68
Annäherung	68
Modifikation der Rufe	70
Einschätzung kämpferischer Fähigkeiten	72
Diskussion	75

Kapitel 4: Ursachen und Konsequenzen weiblicher Aggressivität

beim Erdbeerfröschen (*Oophaga pumilio*) **80**

Zusammenfassung	81
Einleitung	82
Material und Methoden	83
Untersuchungsobjekt	83
Untersuchungsgebiet	83
Aufnahme der Vegetationsparameter	84
Verhaltensbeobachtungen	84
Datenanalyse	85
Ergebnisse	87
Home Range und Kerngebiet	87
Aggressive Interaktionen zwischen Weibchen	87
Ursachen aggressiver Interaktionen	88
Diskussion	89

Kapitel 4: Gesamtdiskussion **93**

Ausblick	97
-----------------------	----

<u>Literaturverzeichnis</u>	99
<u>Anhang</u>	111
Anhang I	112
Anhang II	115
Anhang III	123
Anhang IV	125
Anhang V	127
Anhang VI	128
Anhang VII	130
<u>Danksagung</u>	134
<u>Lebenslauf</u>	136

Abkürzungsverzeichnis

Abb	Abbildung
Anova	Varianzanalyse
CV	Variationskoeffizient
DBH	Durchmesser auf Brusthöhe
KRL	Kopf-Rumpf-Länge
LS	Lautsprecher
Max	Maximum
Min	Minimum
N	Stichprobenumfang
OSR	operantes Geschlechterverhältnis
Post	Poststimulus
Pre	Prestimulus
S _D	Standardabweichung
s.o.	siehe oben
Tab	Tabelle
Temp	Temperatur
Var	Variable
#	Anzahl
Ø	durchschnittlich

Kapitel 1

Einleitung

Sexuelle Selektion

Darwin (1871) entwickelte die Theorie der sexuellen Selektion, um bei Tieren die Evolution von extravaganten morphologischen Merkmalen, die nicht das Resultat natürlicher Selektion zu sein schienen, zu erklären. Solche extremen sekundären Geschlechtsmerkmale reduzieren oftmals die Überlebensfähigkeit der Männchen aufgrund offenkundiger Nachteile (z.B. Energieaufwand, erhöhtes Feindrisiko). Sexuelle Selektion begünstigt jedoch diese Merkmale, wenn sie die Fähigkeiten des Männchens erhöhen, mit anderen Männchen erfolgreich um den Zugang zu Weibchen zu konkurrieren.

Darwin (1871) selbst unterschied zwischen zwei Formen der sexuellen Selektion: intrasexueller Selektion und intersexueller Selektion. Bei der intrasexuellen Selektion konkurrieren die Mitglieder desselben Geschlechts direkt miteinander um den Zugang zu Paarungspartnern. Bei der intersexuellen Selektion hingegen beeinflusst ein Geschlecht jeweils den Fortpflanzungserfolg des anderen Geschlechts.

Obwohl sich die meisten Studien auf männliche Paarungssysteme konzentriert haben, kann sexuelle Selektion die morphologischen und verhaltensbiologischen Merkmale der Weibchen ebenfalls beeinflussen. Generell sind Männchen jedoch aufgrund geringerer Investition in die Nachkommen und höherer potentieller Reproduktionsraten einer stärkeren sexuellen Selektion unterworfen als Weibchen. Bei allen sich sexuell fortpflanzenden Arten produzieren Weibchen Eier und Männchen Sperma. Sperma ist kleiner und enthält nicht viel mehr als genetisches Material und genügend Energie, um zum Ei zu gelangen. Eier hingegen sind vergleichsweise groß und enthalten große Mengen an Energie- und Nährstoffreserven, welche für die Entwicklung und das Wachstum des Embryos essentiell sind. Die Produktion von Eiern ist somit wesentlich kostspieliger als die Produktion von Sperma. Dieser Unterschied in der Investition in die Gameten führt dazu, dass der Fortpflanzungserfolg der Weibchen eher durch die zur Verfügung stehende Energie und somit die Anzahl der produzierbaren Eier limitiert ist als durch die Anzahl der Paarungspartner. Männchen hingegen produzieren meist Millionen von Spermien und sind eher durch die Anzahl der Paarungspartner limitiert als durch die Anzahl ihrer Ejakulate (Trivers 1972). Dies bedeutet, dass die potentiellen Reproduktionsraten von Männchen die der Weibchen übersteigen. Weibchen stellen eine limitierte Ressource dar, wodurch Männchen um den Zugang zu

Weibchen konkurrieren und Weibchen wählerisch sein sollten (Clutton-Brock & Parker 1992, Clutton-Brock & Vincent 1991, Parker & Simmons 1996).

Die Intensität dieser Konkurrenz hängt vom operanten Geschlechterverhältnis (operational sex ratio = OSR) ab, welches durch das Verhältnis von paarungsbereiten Männchen zu paarungsbereiten Weibchen definiert ist. Das OSR ist meist zugunsten der Männchen verschoben. Die Weibchen benötigen Zeit für die Allokation von Ressourcen und deren Investition in die Eiproduktion und investieren oftmals zusätzlich Zeit und Energie in die Brutpflege. Männchen hingegen sind bei den meisten Arten bereits nach kürzester Zeit erneut paarungsbereit. Der Pool empfängnisbereiter Weibchen ist somit kleiner als der Pool paarungsbereiter Männchen (Clutton-Brock & Vincent 1991). Wenn das OSR stark zugunsten der Männchen verschoben ist und Weibchen asynchron empfängnisbereit werden, ist es einzelnen Männchen möglich, viele Weibchen und somit Paarungen nacheinander zu monopolisieren. Dies resultiert meist in einer starken intrasexuellen Konkurrenz zwischen Männchen um den Zugang zu Weibchen und einer selektiven Partnerwahl durch die Weibchen (Owens & Thompson 1994).

Intrasexuelle Konkurrenz zwischen Männchen führt zu einer Vielzahl fitnessmaximierender Strategien ((Bradbury & Vehrencamp 1998), welche vor allem auf die räumliche und zeitliche Verteilung der Weibchen abgestimmt sind (Arnold & Duvall 1994, Emlen & Oring 1977). Die Männchen mobiler Arten sollten nach Weibchen suchen, wenn diese großflächig verteilt sind. Bei räumlich geklumpten Weibchenvorkommen hingegen sollten sich Männchen an strategisch günstigen Stellen positionieren, um auf so viele Weibchen wie möglich zu treffen. Eine Übersicht über die möglichen Paarungsstrategien von Männchen mobiler Arten liefert Tab. 1.

Oftmals akzeptieren Weibchen jedoch nicht das erste Männchen, dem sie begegnen, sondern betreiben eine selektive Partnerwahl, welche bei vielen Arten auf extrem ausgeprägten männlichen Merkmalen beruht (akustische Signale (Gerhardt & Huber 2002, Wells 2007), chemische Signale (z.B. Costanzo & Monteiro 2007, Martin & Lopez 2000) und visuelle Signale (z.B. Endler & Houde 1995, Lim *et al.* 2007). Modelle über die Evolution dieser Präferenzen betrachten sowohl das männliche Merkmal als auch die weiblichen Präferenzen. So können weibliche Präferenzen einer direkten als auch einer indirekten Selektion unterliegen. Wenn das Wahlverhalten der Weibchen ihren Reproduktionserfolg positiv beeinflusst, so sollte die natürliche Selektion Weibchen mit entsprechend fitnessmaximierender Präferenz bevorzugen. Es gibt zahlreiche Beispiele für diese direkte Selektion,

Tab. 1. Paarungsstrategien der Männchen mobiler Arten. Man beachte, dass die sich in einer Art evolvierende Strategie von der räumlichen und zeitlichen Verteilung rezeptiver Weibchen abhängt, welche sich wiederum nach der Verteilung von Nahrung und anderen Ressourcen richtet. Nach Vehrencamp und Bradbury (1998).

Paarungsstrategie	Beschreibung
Weibchenverteidigung	Männchen verteidigen ein oder mehrere Weibchen direkt.
Langzeitbindung	Monogame Bindung mit einem Weibchen oder permanenter Harem, bestehend aus mehreren Weibchen, die eine kohäsive Gruppe bilden
Dominanzhierarchie	Beide Geschlechter leben in großen Gruppen, dominante Männchen haben vorrangigen Zugang zu Weibchen und gehen kurzzeitige Paarbindungen ein. Weibchen werden asynchron rezeptiv.
Scramble competition	Weibchen sind generell solitär lebend oder leicht geklumpt in Kolonien; Verhalten der Männchen dichteabhängig; Männchen suchen meist aktiv nach den Weibchen und schließen sich mit diesen nur während der Paarung zusammen. Weibchen werden synchron rezeptiv.
Zwang	Männchen zwingen Weibchen zur Kopulation
Ressourcenverteidigung	Männchen verteidigen eine Ressource, die von Weibchen benötigt wird (z.B. Nahrung, Brutplätze). Männchen verpaaren sich mit rezeptiven Weibchen, die ihr Territorium betreten. Weibchen leben solitär oder in instabilen Gruppen.
Selbstzurschaustellung	Männchen positionieren sich an Plätzen, die von vielen Weibchen besucht werden und stellen sich selbst zur Schau, um diese anzulocken. Kurzzeitige Zusammenschlüsse nur während der Paarung. Männchen können geklumpt in Leks oder solitär vorkommen. Weibchen sind mobil und nicht territorial.

bei der Weibchen einen direkten Nutzen aus ihrer Partnerwahl ziehen und Männchen bevorzugen, welche die selbe Artzugehörigkeit aufweisen, ihnen wertvolle Ressourcen zur Verfügung stellen, bessere Brutpflege leisten, einen höheren Befruchtungserfolg gewährleisten, keine Parasiten oder Krankheitserreger besitzen, die während der Paarung auf das Weibchen übertragen werden könnten (zusammengefasst von Alcock 2005).

In Fällen, in denen Weibchen jedoch keine direkten Vorteile aus ihrer Partnerwahl und den damit verbundenen Präferenzen für bestimmte männliche Merkmale ziehen, können indirekte genetische Vorteile vorliegen (z.B. Hamilton & Zuk 1982, Zahavi 1975). Diese indirekten Vorteile sollen sich positiv auf die Fitness der Nachkommen auswirken. Bei der klassischen Handikap-Hypothese (Zahavi 1975, Zahavi 1977) demonstrieren kostspielige Ornamente die Fähigkeit des Männchens, trotz dieses Handikaps zu überleben. Wenn diese Überlebensfähigkeit vererbbar ist, werden die guten Gene auf den Nachwuchs übertragen. Das Handikap kann somit als ehrliches Signal für die genetische Qualität dienen. Auch Fishers Runaway-Hypothese (1930) basiert auf einer indirekten Selektion als Erklärung für die Evolution weiblicher Präferenzen. Aufgrund einer sensorischen Prädisposition besitzen die Weibchen eine zunächst noch gering ausgebildete, genetisch bedingte Präferenz für ein bestimmtes Merkmal. Da sich Weibchen mit einer Präferenz für ein bestimmtes Merkmal mit Männchen, die dieses Merkmal aufweisen, paaren, besitzen die Nachkommen sowohl die Gene als auch die Präferenz für die Ausbildung des Merkmals. Es entsteht eine genetische Korrelation von Präferenz und Merkmal. Als Folge dieser Kovarianz beginnt ein evolutiver Runaway-Prozess, der zu einer immer stärkeren Ausbildung des Merkmals führt. Dieser Prozess wird durch die natürliche Selektion erst dann gestoppt, wenn die Kosten den reproduktiven Nutzen überwiegen (Franck 1997).

Nach der sogenannten „Chase-away-Selection“-Theorie von HOLLAND und RICE (1998) sollen sensorische Ausnutzung und Geschlechterkonflikt den Prozess vorantreiben. Sie postulierten, dass eine Mutation in einem männlichen Merkmal eine sensorische Prädisposition bei Weibchen aktivieren könnte. Die Weibchen würden sich aufgrund ihrer Prädisposition mit dem Männchen paaren, obwohl dieses nicht den genetischen oder materiellen Vorteil anderer Männchen bietet. Das männliche Merkmal würde sich im Laufe der Zeit in der Population ausbreiten und es entstünde ein Selektionsdruck auf die Weibchen, physiologisch resistent gegen dieses Merkmal zu werden. Während sich nun Weibchen mit einer höheren Reaktionsschwelle ausbreiten würden, würde sich wiederum der Selektionsdruck auf die Männchen verstärken, diese Schwelle zu überwinden. Ein zyklischer Konflikt zwischen den Geschlechtern könnte entstehen, der schrittweise zur Evolution

kostspieliger Ornamente, die für Weibchen keinen realen Wert darstellen, führen würde. Aber auch dieser Zyklus dürfte ähnlich Fishers Runaway-Selektion letztlich durch die natürliche Selektion gestoppt werden, sobald der Nutzen von den Kosten (hoher Prädationsdruck; physiologische Einschränkungen) überwogen wird.

Diese unterschiedlichen Modelle intersexueller Selektion schließen sich jedoch nicht gegenseitig aus. Die einzelnen hypothetischen Prozesse können gleichzeitig oder nacheinander stattfinden und sind somit nur schwer voneinander abzugrenzen (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Paarungssysteme und sexuelle Selektion bei Anuren

Anuren stellen eine der faszinierendsten Tiergruppen im Hinblick auf ihr Fortpflanzungsverhalten dar. Sie weisen eine große Diversität an Brutpflegemustern, Paarungssystemen, Partnerwahltaktiken und Konkurrenzmechanismen auf, welche sowohl Territorialität und Kämpfe, Satellitentaktiken, Spermakonkurrenz sowie multiple Vaterschaften umfassen (zusammengefasst von Crump 1995, Sullivan *et al.* 1995, Wells 2007).

Wells (1977) teilte das Fortpflanzungsverhalten von Anuren in Arten mit verlängerter Fortpflanzungszeit und explosiv brütende Arten mit kurzer Fortpflanzungszeit ein. Beide Klassen repräsentieren jedoch die Enden eines Kontinuums, das sich von ganzjähriger Fortpflanzung bei einigen tropischen Anuren bis hin zu auf eine einzige Nacht beschränkter Fortpflanzung bei manchen Wüstenarten erstreckt.

Die Paarungssysteme der meisten Anuren fallen in eine der folgenden vier Klassen: 1. Scramble Competition-Polygynie, 2. Rufgemeinschaften und Leks, 3. Ressourcenverteidigung und 4. Polyandrie. Die meisten explosiv brütenden Arten weisen eine Scramble Competition auf. Wie von Wells (1977) vorhergesagt, ist das Verhalten der Männchen in diesem Paarungssystem oft dichteabhängig und so nutzen die Männchen nur bei geringen Dichten Werberufe (Höglund & Robertson 1988, Sullivan 1989). Bei hohen Männchendichten können Rufterritorien nicht ökonomisch verteidigt werden und die Männchen beginnen aktiv nach Weibchen zu suchen. Aufgrund der starken intrasexuellen Konkurrenz zwischen den Männchen ist die Weibchenwahl stark limitiert (zusammengefasst von Wells 2007).

Im Gegensatz zu explosiv brütenden Arten nutzen die Männchen bei Arten mit verlängerter Fortpflanzungszeit typischerweise Werberufe, um Weibchen anzulocken. Wenn

zu jedem Zeitpunkt nur relativ wenig Weibchen anwesend sind, so kann ein Männchen seinen Paarungserfolg nicht durch aktive Suche maximieren. Stattdessen hängt sein Fortpflanzungserfolg von seiner Fähigkeit ab, Weibchen anzulocken und Interferenzen mit anderen Männchen für sich zu entscheiden. Bei vielen Arten hat dies zur Entstehung von akustischer Konkurrenz, Beibehaltung von akustischen Distanzen zwischen Männchen oder Verteidigung von individuellen Territorien geführt (zusammengefasst von Wells 2007). Lek-artige Rufgemeinschaften scheinen dabei das vorherrschende Paarungssystem von Anuren mit aquatischer Eiablage und verlängerter Fortpflanzungssaison zu sein (zusammengefasst von Wells 2007). Männchen, die in Rufgemeinschaften oder Leks aggregieren, verteidigen individuelle Rufterritorien, die keinerlei Ressourcen für Weibchen oder deren Nachkommen bieten. Die Männchen nutzen Werberufe zur Anlockung der Weibchen, welche sich unter den versammelten Männchen einen geeigneten Paarungspartner auswählen.

Ressourcenverteidigung sollte hingegen vorkommen, wenn Männchen Ressourcen monopolisieren können, die von Weibchen für eine erfolgreiche Fortpflanzung benötigt werden. Bei diesen Ressourcen handelt es sich in den meisten Fällen um Eiablageplätze, welche vor allem bei aquatischen Fröschen der Gattung *Rana* verteidigt werden (zusammengefasst von Wells 2007).

Die Paarungssysteme von Anuren mit terrestrischer Eiablage wie beispielsweise Dendrobatiden sind jedoch schwieriger zu klassifizieren, da die Männchen nicht immer in definierten Fortpflanzungsarealen aggregieren. Darüber hinaus weisen einige dieser Arten eine gewisse Form von Brutpflege auf, was die Klassifizierung bezüglich der Paarungssysteme kompliziert. Traditionelle Definitionen von Lek-Paarungssystemen schließen Fälle, in denen Männchen Brutpflege leisten, aus (Höglund & Alatalo 1995). Einige Arten mit Brutpflege weisen jedoch Lek-artige Paarungssysteme auf, während andere eine eindeutige Ressourcenverteidigung betreiben (Pröhl 2005, Wells 2007). Oftmals verpaaren sich nicht nur die Männchen (Polygynie) sondern auch die Weibchen (Polyandrie) dieser Arten im Verlauf der Fortpflanzungssaison mehrfach mit verschiedenen Paarungspartnern.

Der entscheidende Faktor für die Intensität, mit der die sexuelle Selektion auf männliche Merkmale wirkt, sind Unterschiede im männlichen Paarungserfolg. Bei Anuren mit verlängerter Fortpflanzungszeit ist meist die Anzahl der Nächte, die ein Männchen in der Rufgemeinschaft verweilt, ein entscheidender Faktor des männlichen Paarungserfolges (Meuche & Grafe submitted, Murphy 1994a, Murphy 1994b). Aber auch die Partnerwahl der Weibchen trägt zu einem Großteil der Varianz im männlichen Paarungserfolg bei. Die Weibchen haben meist reichlich Möglichkeiten, sich zwischen den einzelnen Männchen zu

bewegen und die Qualitäten der potentiellen Paarungspartner oder deren Territorien zu vergleichen. Bislang liegen jedoch nur wenig Informationen über die von weiblichen Anuren angewendeten Taktiken der Partnerwahl vor (Arak 1988, Grafe 1997, Murphy & Gerhardt 2002). Die wenigen bei Dendrobatiden vorliegenden Beobachtungen zeigten, dass Weibchen Männchen nach bereits initiiertes Paarung wieder verließen (Limerick 1980, Pröhl & Hödl 1999, Roithmair 1994, Summers 1992b, Summers 2000). Detaillierte Informationen bezüglich der Partnerwahltaktik der Weibchen fehlen jedoch bei allen bisher untersuchten Dendrobatiden.

Im Gegensatz dazu waren die weiblichen Präferenzen bezüglich männlicher Merkmale bei vielen Anuren Gegenstand intensiver Untersuchungen (zusammengefasst von Gerhardt & Huber 2002, Wells 2007). Viele Untersuchungen wiesen weibliche Präferenzen für Rufmerkmale (z.B. dominante Frequenz) nach, welche mit der Körpergröße der Männchen korrelieren (zusammengefasst von Gerhardt & Huber 2002, Wells 2007). Aber auch Präferenzen für hohe Rufraten, laute, lange oder komplexe Rufe, welche meist mit erhöhten energetischen Kosten in Verbindung stehen, konnten nachgewiesen werden (Ryan 1988a, Ryan 1988b). Weibchen könnten Unterschiede in diesen Rufmerkmalen nutzen, um die Qualitätsunterschiede der Männchen einzuschätzen. Welch et al. (1998) konnten bei *Hyla versicolor* experimentell nachweisen, dass die Nachkommen der Männchen mit langen Rufen, welche von den Weibchen präferiert werden (Gerhardt *et al.* 1996), eine höhere Entwicklungs- und Überlebensrate aufweisen als Nachkommen anderer Männchen. Beim nordamerikanischen Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*) verteidigen Männchen Areale, die später als Eiablageplätze genutzt werden können. Manche dieser Territorien sind besser für die Entwicklung und das Überleben der Eier geeignet als andere (Howard 1978b). Die Männchen konkurrieren untereinander um die besten Eiablageplätze und die größten Männchen besetzen letztlich die präferierten Plätze. Die Weibchen dieser Art paaren sich wiederum bevorzugt mit großen Männchen, in deren Territorium die Überlebensrate der Eier höher ist (Howard 1978a, Howard 1978b). Aber auch Präferenzen für Männchen, die gute Brutpflege leisten, bieten den Weibchen direkte Vorteile. Vor allem innerhalb der Familie der Pfeilgiftfrösche (Dendrobatidae) ist eine hohe Diversität an Brutpflegestrategien festzustellen. Generell gibt es jedoch bislang nur sehr wenig Hinweise darauf, dass weibliche Anuren die Brutpflegeleistungen potentieller Paarungspartner korrekt einschätzen können (zusammengefasst von Wells 2007). Summers (1989) beobachtete bei *Dendrobates auratus*, intrasexuelle Konkurrenz zwischen Weibchen um den Zugang zu den brutpflegeleistenden

Männchen. Es konnte allerdings auch bei dieser Studie nicht nachgewiesen werden, dass Weibchen Unterschiede in der Brutpflegeleistung der Männchen einschätzen können.

Vor allem bei Pfeilgiftfröschen gibt es Hinweise darauf, dass neben akustischen Signalen auch visuelle Signale eine wichtige Rolle bei der Partnerwahl spielen. So konnte beim polymorphen Erdbeerfröschchen (*Oophaga pumilio*) gezeigt werden, dass Weibchen vieler Populationen eine Präferenz für Farbmorphe der eigenen Population besitzen (Maan & Cummings 2008, Summers *et al.* 1999). Möglicherweise haben die Präferenzen der Weibchen bezüglich der Farbmuster potentieller Paarungspartner zur farblichen Divergenz der Populationen geführt (Summers *et al.* 1997).

Um ein detailliertes Verständnis von evolutiven Prozessen und Paarungssystemen zu ermöglichen, sind vor allem simultane Beobachtungen des Verhaltens von Weibchen und Männchen nötig. Aufgrund der Schwierigkeiten, simultane Verhaltensbeobachtungen durchzuführen, fehlen bislang bei vielen Arten genaue Kenntnisse zu den Entscheidungsregeln der Weibchenwahl und somit zu Faktoren, die zur Varianz des männlichen Paarungserfolgs in natürlichen Populationen beitragen.

Studienobjekt und Arbeitshypothesen

Das Erdbeerfröschchen (*Oophaga pumilio*) gehört zur Familie der Dendrobatidae, die nur in den feuchten tropischen Regionen Amerikas von Nicaragua bis Ecuador und über das Amazonasbecken bis Südost-Brasilien vorkommt. Dendrobatidae sind meist tagaktiv, semiaquatisch oder terrestrisch, oft sehr toxisch und auffällig (aposematisch) gefärbt. Sie besitzen eine hochentwickelte Brutpflege, die je nach Art von dem einen oder anderen Geschlecht ausgeführt wird. Innerhalb der Dendrobatiden liegen verschiedene Paarungssysteme, Brutpflegestrategien und Territorialverhalten vor (Sullivan *et al.* 1995, Wells 2007).

Über das Verhalten von *O. pumilio* liegen mehrere Feldstudien aus Costa Rica (Donnelly 1989a, Donnelly 1989b, Gardner & Graves 2005, Haase & Pröhl 2002, Limerick 1980, Pröhl 1997b, Pröhl 1997c, Pröhl 2002, Pröhl 2003, Pröhl & Berke 2001, Pröhl *et al.* 2007, Pröhl & Hödl 1999) und Panama (Bee 2003) sowie Laborarbeiten vor (Baugh & Forester 1994, Forester *et al.* 1993, Summers *et al.* 1999, Weygoldt 1980, Weygoldt 1987, Zimmermann & Zimmermann 1988), in denen u.a. die hochentwickelte Brutpflege (z.B. Bewässerung der Eier durch die Männchen; Larventransport und -fütterung durch die Weibchen) beschrieben wurde.

Die im Freiland gemessenen Populationsdichten sind je nach Habitat sehr variabel und reichen von 1,5 - 3,1 Adulti pro 100m² in einem Primärwald (Pröhl 2002) bis zu 5,3 - 8,5 Tieren pro 100m² in einem Sekundärwald (Pröhl 2002) und bis zu 13 Tieren pro 100m² in einer Kakaoplantage (Donnelly 1989a, Donnelly 1989b). Die höchste Fortpflanzungsaktivität wurde Anfang (April/Mai) und Mitte der Regenzeit (Juli bis Oktober, außer August) festgestellt. Starke Niederschläge und hohe Temperaturen begleiten diese (Pröhl 1997b).

Die Männchen sind territorial (Pröhl 1997c) und rufen von herabgestürzten Ästen und Baumstümpfen gewöhnlich weniger als 1m über dem Erdboden (Savage 2002) (Abb. 1). Die Territorien werden über mehrere Monate oder Jahre beibehalten (Pröhl & Berke 2001) und gegen eindringende Männchen sowohl akustisch als auch physisch verteidigt (Pröhl 1997c) (Abb. 1). Weibchen, nichtrufende Männchen und subadulte Individuen werden vom Territoriumsinhaber nicht attackiert (Pröhl 1997c). Einige Studien (Bunnell 1973, Zimmermann 1990) haben den Einsatz von aggressiven Rufen während territorialer Auseinandersetzungen beschrieben. Bis heute wurden jedoch keine detaillierten Untersuchungen dieses Signals durchgeführt. Es ist noch immer nicht bekannt, welche Rufkomponenten bei *O. pumilio* als aggressive Kommunikationssignale fungieren und inwieweit sich aggressive Rufe von Werberufen unterscheiden.

Bei Weibchen konnte in bisherigen Studien kein territoriales Verhalten festgestellt werden. Haase und Pröhl (2002) berichteten allerdings von aggressiven Interaktionen zwischen Weibchen in der von ihnen untersuchten Population. Die diesem Verhalten zugrundeliegenden Ursachen sind jedoch bislang unbekannt.

Das Paarungssystem ist polygam; Männchen und Weibchen paaren sich mit verschiedenen Partnern. Die Paarung dauert 10 - 180min und wird initiiert, wenn sich ein rezeptives Weibchen einem rufenden Männchen nähert (Abb. 1). Im Verlauf des Paarungsgeschehens führt das Männchen das Weibchen zu einem Eiablageplatz in der Laubstreu. Vor der Eiablage scheinen einige taktile, visuelle und akustische Stimulationen zu erfolgen (Pröhl 1997c). Die Männchen haben wahrscheinlich keine Möglichkeit, eine Paarung zu erzwingen, denn es erfolgt keine Amplexusbildung. Beobachtungen zeigen, dass einige Weibchen ein Männchen während der Paarung (jedoch vor der Eiablage) nach einiger Zeit ablehnen und sich später mit einem anderen Männchen paaren (Pröhl & Hödl 1999). Detailliertere Informationen über die Taktik und Kriterien der Weibchenwahl liegen jedoch bislang nicht vor. Obwohl Pröhl (2003) zeigen konnte, dass die Rufaktivität sowie in



Abb. 1 Territorial- und Fortpflanzungsverhalten von *O. pumilio*. A) ein rufendes Männchen innerhalb seines Territoriums; B) ein paarungsbereites Weibchen nähert sich einem rufenden Männchen und wird von ihm im weiteren Verlauf zu einem geeigneten Eiablageplatz in der Laubstreu geführt; C) die meist in trockene, eingerollte Blätter abgelegten Eier werden bis zum Schlupf vom Männchen bewässert; D) nach dem Schlupf werden die Larven meist einzeln vom Weibchen auf dessen Rücken zu kleinen, wassergefüllten Axeln von Bananen, Helikonien oder Bromelien transportiert; E und F) das Weibchen kehrt in regelmäßigen Abständen zurück und füttert die oophagen Larven mit unbefruchteten Nähreiern; G) Kampf zwischen einem Territoriums inhaber und einem Eindringling.

manchen Jahren die Rufrate, dominante Frequenz und Pulsrate eines Männchens dessen Paarungserfolg beeinflusste, ist unbekannt, ob dieser Zusammenhang auf intra- oder intersexueller Selektion beruht. Nach der Eiablage bewässern die Männchen das aus 3 - 7 terrestrischen Eiern bestehende Gelege bis zum Schlupf der Larven nach 10 - 12 Tagen (Pröhl 1997b, Pröhl & Hödl 1999). Die Weibchen übernehmen jedoch den Hauptteil der Brutpflege (Abb. 1). Sie transportieren die geschlüpften Kaulquappen einzeln zu kleinen Wasserkörpern (z.B. Blattachseln von Bromelien) und legen dabei Distanzen von weniger als 1m bis zu 15m zurück, wobei sie durchaus nicht an das Territorium des Männchens, mit dem sie sich gepaart hatten, gebunden sind (Pröhl & Berke 2001). Larvenversorgende Weibchen besitzen keine Paarungsbereitschaft (Pröhl & Hödl 1999). Anstatt die produzierten Eier von einem Männchen befruchten zu lassen, kehren die Weibchen in regelmäßigen Abständen zu den oophagen Larven zurück und füttern diese bis zum Erreichen der Metamorphose nach 6 - 8 Wochen, mit unbefruchteten Nähreiern (Limerick 1980, Weygoldt 1980, Weygoldt 1987).

Es wurde vermutet, dass die Verteilung und Anzahl der Kaulquappenhabitate, die Populationsdichte beeinflusst, da es sich um eine limitierte Ressource handelt. Donnelly (1989a) konnte zeigen, dass die Erhöhung der Bromeliendichte zu einer Erhöhung der Individuendichte führte. Pröhl und Berke (2001) stellten fest, dass die Verteilung der Weibchen von der Verteilung der Kaulquappenhabitate beeinflusst zu sein scheint und die Verteilung der Männchen wiederum von der Verteilung der Weibchen abhängt. Sie vermuteten, dass die Männchen ihre Territorien anfänglich dort etablieren, wo die Weibchendichte sehr hoch ist und die Weibchen zwischen den Territorien wandern, um einen Paarungspartner zu wählen. Die Intensität der Konkurrenz zwischen Männchen wiederum schien dabei in Übereinstimmung mit der Theorie der sexuellen Selektion in einem Habitat mit mehr männchen-lastigem Geschlechterverhältnis höher zu sein.

Hauptziel dieser Arbeit war es, das Weibchenwahlverhalten zu untersuchen und die männlichen Kommunikationssignale zu identifizieren und zu quantifizieren, denen eine bedeutende Rolle bei der intra- und intersexuellen Selektion zukommt. Zusätzlich sollten die Ursachen und Konsequenzen aggressiver Interaktionen zwischen Weibchen aufgeklärt werden. Folgende Fragestellungen wurden bearbeitet:

1. Welche Taktik benutzen die Weibchen, um einen Paarungspartner zu wählen?
2. Nach welchen Kriterien werden die Paarungspartner gewählt?
3. Erhalten die Weibchen fitnessrelevante Vorteile durch die Wahl (z.B. erhöhte Überlebensrate der Gelege) bestimmter Männchen?

4. Beruht der von Pröhl (2003) gefundene Zusammenhang zwischen einigen Rufparametern und dem Fortpflanzungserfolg eines Männchens auf intersexueller Selektion?
5. Inwiefern unterscheiden sich Anzeigerufe von aggressiven Rufen?
6. Variieren die Männchen ihre aggressiven Rufe in Abhängigkeit von den Rufmerkmalen des Eindringlings?
7. Werden durch den während territorialer Interaktionen im Vergleich zu den Anzeigerufen am stärksten veränderten Rufparameter Informationen über die Kampffähigkeit des Signalsenders codiert?
8. Welchen Einfluss hat der Zugang zu Paarungspartnern und die intrasexuelle Konkurrenz zwischen Männchen auf die Territoriengröße?
9. Verteidigen auch Weibchen individuelle Territorien? Und wenn ja, warum und mit welchen Konsequenzen?

Untersuchungsgebiet

Um die genannten Fragestellungen zu beantworten, wurde das Fortpflanzungs- und Territorialverhalten des Erdbeerfröschchens in einer Population im Südosten Costa Ricas untersucht. Das Untersuchungsgebiet befand sich ca.100m über dem Meeresspiegel in einer verwilderten Bananenplantage mit Übergang zum Sekundärwald innerhalb des Reserva Biologica Hitoy Cerere (9°40`N, 83°05`W) (Abb. 2), welches zum Internationalen Biosphärenreservat La Amistad gehört. Die durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmengen innerhalb des Reservates betragen 3500mm (Pröhl 1997a). Die minimale Tagestemperatur variiert zwischen 18°C und 23°C. Die Maximaltemperaturen liegen zwischen 27°C und 38°C (Pröhl 1997a).

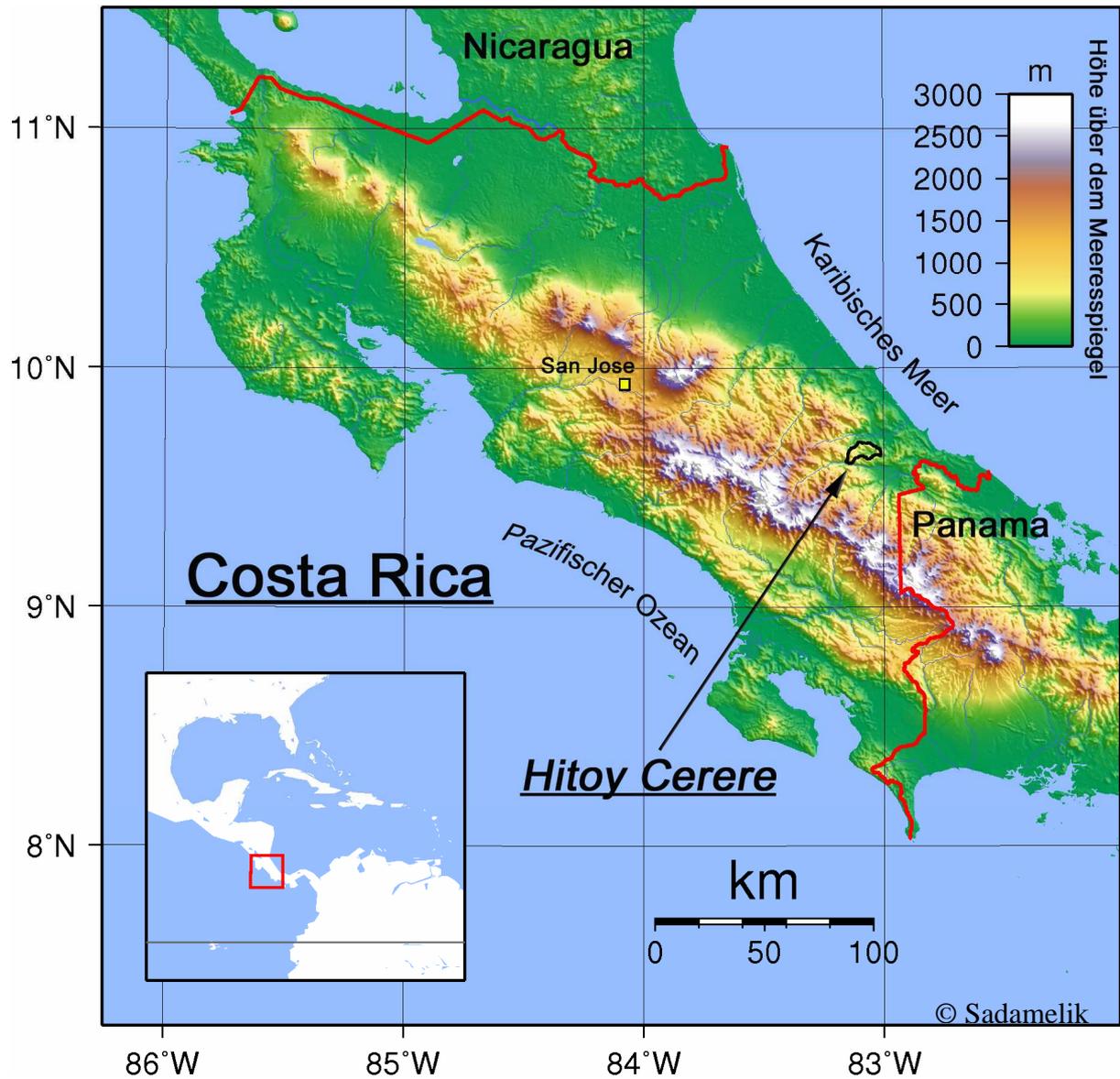


Abb. 2. Physische Karte von Costa Rica (Mittelamerika) mit Position des Biologischen Reservats Hitoy Cerere, in dem die Untersuchungen durchgeführt wurden.

Kapitel 2

2. Taktik und Kriterien der Partnerwahl bei einem neotropischen Erdbeerfröschchen (*Oophaga pumilio*)

Zusammenfassung

Viele Studien wiesen Präferenzen weiblicher Anuren für bestimmte männliche Merkmale nach. Es liegen jedoch nur sehr wenige Informationen über die Verhaltensregeln vor, die Weibchen während der Suche nach einem geeigneten Paarungspartner anwenden. In der vorliegenden Studie wurden sowohl die Präferenzen als auch die Taktik der Partnerwahl durch Weibchen beim territorialen Erdbeerfröschchen (*Oophaga pumilio*) untersucht. Meine Beobachtungen zeigten, dass die Weibchen nicht von Männchen zu Männchen wanderten sondern sich mit dem nächsten Männchen unabhängig von dessen Merkmalen (akustische oder physische Merkmale, Territoriengröße, durchschnittliche Überlebensrate der Gelege) paarten. Zusätzlich wurden Playbackexperimente erstmals unter natürlichen Bedingungen innerhalb des Home Ranges der Weibchen durchgeführt, um weibliche Präferenzen für männliche Merkmale zu verifizieren. Dabei wurden paarungsbereite Weibchen bezüglich ihrer Präferenzen für verschiedene Rufparameter (Ruftrate, dominante Frequenz sowie Entfernung zwischen Weibchen und Schallquelle) getestet. Die Weibchen bevorzugten den nächstgelegenen Lautsprecher sowie tieffrequente Rufe, diskriminierten jedoch nicht zwischen hoher und niedriger Ruftrate. Es konnte außerdem gezeigt werden, dass die Distanzunterschiede zwischen Weibchen und Schallquelle die bestehende Präferenz für tieffrequente Rufe aufhoben. Konnten die Weibchen zwischen einem nahe gelegenen, hochfrequente Rufe präsentierenden Lautsprecher und einem entfernteren, tieffrequente Rufe präsentierenden Lautsprecher wählen, zeigten sie eine signifikante Präferenz für die nahe gelegene Schallquelle. Diese Ergebnisse in Kombination mit meinen Verhaltensbeobachtungen im Feld zeigten, dass weibliche Erdbeerfröschchen der untersuchten Population das nächste Männchen als Paarungspartner wählten – wahrscheinlich um die hohen, mit der Partnersuche assoziierten Kosten (z.B. Risiko des kompletten Gelegeverlustes) bei gleichzeitig geringem Nutzen zu reduzieren.

Einleitung

Die Funktion extravaganter männlicher Merkmale sowie weiblicher Präferenzen für diese Merkmale ist von zentralem Interesse für verhaltensbiologische und evolutionsbiologische Studien (Anderson 1994). In den vergangenen Jahren wurde dabei vor allem der Entstehung und dem adaptiven Hintergrund weiblicher Präferenzen Aufmerksamkeit zuteil. Es konnte gezeigt werden, dass Weibchen direkten (z.B. Hill 1991) und indirekten genetischen (z.B. Doty & Welch 2001, Hasselquist *et al.* 1996, Welch *et al.* 1998, Wilkinson *et al.* 1998) Nutzen aus der Wahl eines Paarungspartners bzw. den Präferenzen für bestimmte männliche Merkmale ziehen können.

Trotz einer stetigen Zunahme an Arbeiten über sexuell selektierte Merkmale (siehe Schuster & Wade 2003) und weibliche Präferenzen für diese Merkmale gibt es nur wenige empirische Studien, die sich damit beschäftigen, wie die Weibchen Informationen über potentielle Paarungspartner sammeln und eine Entscheidung aufgrund dieser Informationen treffen (zusammengefasst von Gibson & Langen 1996, Jennions & Petrie 1997). Detaillierte Kenntnisse über die Partnersuche bzw. Weibchenwahl sind jedoch einerseits wichtig, da die Entscheidungen einen direkten Einfluss darauf haben, wie Selektion männliche Merkmale verändert (Janetos 1980, Real 1990, Seger 1985). Andererseits sind sie notwendig, um zu verstehen, wie sexuelle Selektion die Präferenzen der Weibchen bezüglich ihrer Paarungspartner beeinflusst. Denn die Ausprägung weiblicher Präferenzen hängt von der Taktik ab, welche die Weibchen zur Paarungssuche verwenden. Viele verschiedene theoretische Studien beschäftigten sich mit den Partnersuchtaktiken von Weibchen (z.B. Dombrovsky & Perrin 1994, Hasselquist *et al.* 1996, Janetos 1980, Luttbeg 1996, Luttbeg 2002, Real 1990, Wiegmann *et al.* 1999, Wiegmann *et al.* 1996)). Die einzelnen Modelle lassen sich in vier Hauptkategorien einteilen: zufällige Wahl, vergleichende Taktik, fixierte und anpassbare Schwellenwerttaktik. Die einfachste Taktik für ein Weibchen bei der Suche nach einem Paarungspartner ist es, das erste Männchen zu akzeptieren, auf das es trifft (Janetos 1980). Das wichtigste Kriterium dieser zufälligen Wahl ist, dass die Wahrscheinlichkeit, ein bestimmtes Männchen als Paarungspartner zu akzeptieren, unabhängig von dessen Qualitäten ist (Abb. 1a) (Wiegmann *et al.* 1996).

Neben der zufälligen Wahl eines Paarungspartners können Weibchen eine vergleichende Taktik anwenden, wobei sie zunächst eine Reihe von Männchen besuchen und anschließend aus dieser Stichprobe das qualitativ hochwertigste Männchen als Paarungspartner wählen

(Downhower & Lank 1994). Dabei können die Weibchen entweder die letzten Männchen (Choudhury & Black 1993, Wittenberger 1983), eine bestimmte Anzahl von Männchen („best-of-N“ Taktik: Janetos 1980, Real 1990, Wiegmann *et al.* 1996) oder Männchen nur für eine bestimmte Zeit miteinander vergleichen (Dombrovsky & Perrin 1994) und dann zum qualitativ hochwertigsten zurückkehren. Verschiedene Vorhersagen unterscheiden diese Taktik von allen anderen hier besprochenen Modellen. Einerseits sollten Weibchen nicht das erste Männchen akzeptieren, auf das sie treffen. Andererseits sollten die Weibchen nach dem Besuch mehrerer Männchen zum besten Männchen zurückkehren, wodurch es zu einem nicht zufallsbedingten Mehrfachkontakt zu mindestens einem Männchen kommt. Darüber hinaus sollten die Qualitäten akzeptierter Männchen für das paarungsbereite Weibchen über den Qualitäten abgelehnter Männchen liegen (Abb. 1b) (Wiegmann *et al.* 1996).

Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Modellen nimmt die Schwellenwerttaktik an, dass die Weibchen einen Schwellenwert für die Akzeptanz eines Männchens als Paarungspartner etablieren. Das erste Männchen, dessen Qualitäten über diesem Schwellenwert liegen, wird akzeptiert (Janetos 1980, Real 1990, Wittenberger 1983). Bei der fixierten Schwellenwerttaktik nutzen die Weibchen den selben Schwellenwert unabhängig von der Qualität potentiell zur Verfügung stehender Paarungspartner (z.B. Moore & Moore 1988). Bei der anpassbaren Schwellenwerttaktik passen die Weibchen die Schwelle den Qualitäten der ihnen zur Verfügung stehenden Männchen an (Janetos 1980 (one-step-decision), Real 1990, Wiegmann *et al.* 1996). Beide Taktiken sagen voraus, dass sich die Weibchen immer mit dem zuletzt besuchten Männchen paaren, während die Anzahl der besuchten Männchen variieren kann. Somit akzeptieren die Weibchen manchmal das erste Männchen, auf das sie treffen (basierend auf der Annahme, dass das Weibchen die Schwelle festgelegt hat, bevor es mit der Suche beginnt). Wiederholte Besuche einzelner Männchen werden bei dieser Taktik nicht angenommen – es sei denn die wiederholten Kontakte basieren auf zufälligen Begegnungen. Dies führt dazu, dass innerhalb eines Gebietes fixierte und anpassbare Schwellenwerttaktik dieselben Vorraussagen machen im Hinblick auf die Qualität von akzeptierten und abgelehnten Männchen. Akzeptierte Männchen sollten qualitativ hochwertiger sein als abgelehnte Männchen, wobei die Qualität akzeptierter Männchen irgendwo über dem Schwellwert liegen sollte und die Qualität abgelehnter Männchen irgendwo unterhalb des Schwellwertes (Abb. 1c) (Wiegmann *et al.* 1996). Beim Vergleich von Gebieten mit unterschiedlichen Männchenqualitäten sagt die anpassbare Schwellenwerttaktik ein anderes Muster voraus, je nachdem, wohin die Schwelle in den einzelnen Gebieten verschoben wird (1d) (Reid & Stamps 1997).

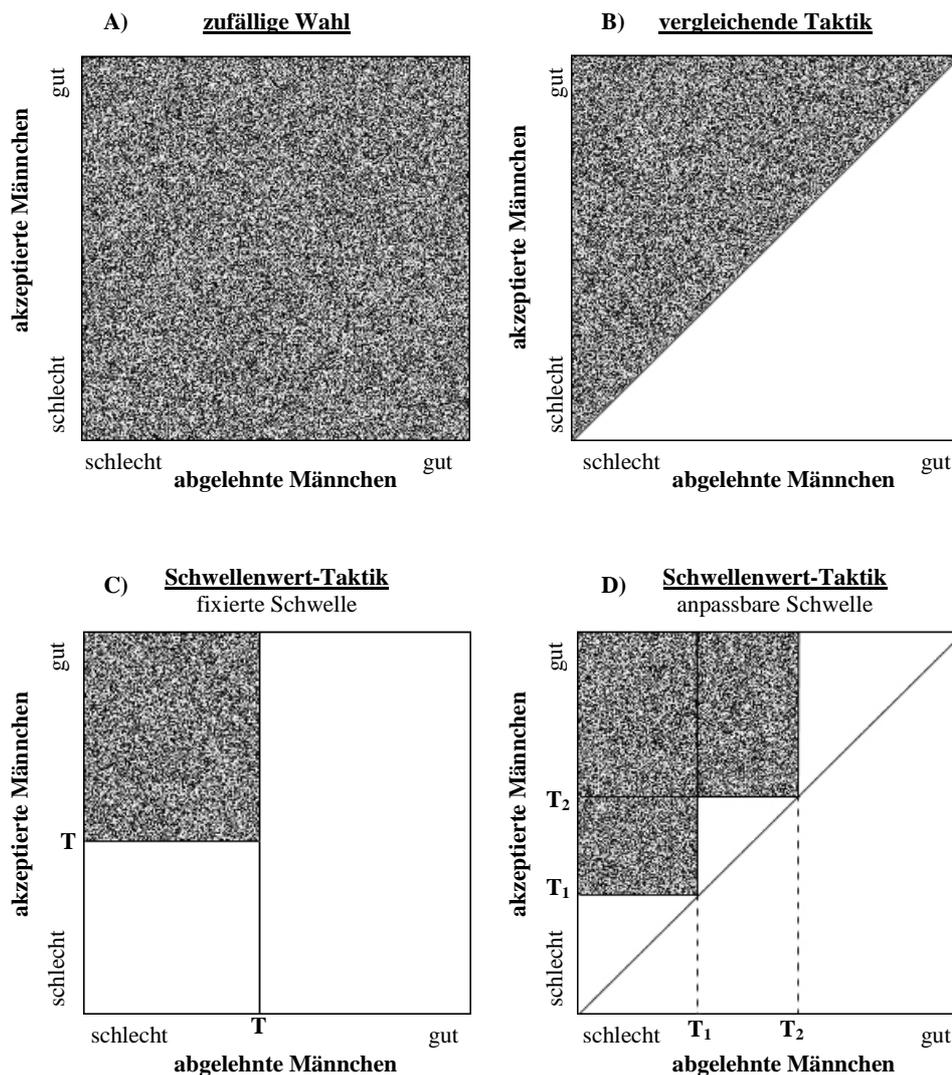


Abb. 1. Vorhergesagte Verteilungen der Qualitäten von akzeptierten und abgelehnten Männchen (gekennzeichnet durch die schattierten Areale) für jedes der vier Hauptklassen von Partnerwahltaktiken (nach Reid & Stamps 1997). Bei Vergleichen der Qualität abgelehnter und akzeptierter Männchen innerhalb eines Habitates wird jedes Weibchen durch einen Datenpunkt dargestellt, welcher auf der durchschnittlichen Qualität der Männchen beruht, die sie auf ihrer Suche akzeptiert oder abgelehnt hat. Bei Vergleichen der Männchenqualitäten zwischen Habitaten entspricht jeder Datenpunkt der mittleren Qualität von akzeptierten und abgelehnten Männchen in einem Gebiet. A) Zufällige Wahl – akzeptierte und abgelehnte Männchen erstrecken sich über das gesamte Qualitätsspektrum. B) Vergleichende Taktik – akzeptierte Männchen besitzen bessere Qualitäten als abgelehnte Männchen (entlang der diagonalen Linie unterscheiden sich die Qualitäten von akzeptierten und abgelehnten Männchen nicht). C) fixierte Schwelle – es gibt einen Schwellenwert (T) für die Akzeptanz eines Männchens, so dass alle akzeptierten Männchen über dieser Schwelle liegen und alle abgelehnten Männchen darunter. D) anpassbare Schwelle – es gibt unterschiedliche Schwellenwerte für die Akzeptanz eines Männchens (T_1 und T_2).

In Übereinstimmung mit theoretischen Modellen, weisen verschiedene Studien daraufhin, dass mit der Partnersuche assoziierte Kosten (Choudhury & Black 1993, Dale *et al.* 1992) und die Qualität potentieller Paarungspartner (Collins 1995, Kvarnemo & Forsgren 2000, Kvarnemo & Simmons 1999, Rosenqvist & Houde 1997) einen starken Einfluss auf die optimale Taktik haben. Bei ansteigendem Nutzen und sinkenden Kosten sollten die Weibchen wählerischer sein (Parker 1983). Fallen die Suchkosten stärker ins Gewicht, resultiert die best-of-N Taktik nicht mehr, wie von Janetos (1980) vorhergesagt, in der höchsten Fitness für das wählende Geschlecht, sondern die anpassbare Schwellenwerttaktik (one-step-decision Strategie) dominiert (Real 1990). Bei sehr hohen Suchkosten und niedrigem Nutzen sollten die Weibchen das erste Männchen, auf das sie treffen, akzeptieren und eine zufällige Partnerwahl betreiben.

Aufgrund der Komplexität weiblichen Wahlverhaltens sind neben Beobachtungen des Weibchenwahlverhaltens im Feld auch Experimente nötig, um zwischen den Taktiken zu unterscheiden. Für tropische Froscharten jedoch fehlen bislang detaillierte Informationen über die Taktik der Weibchenwahl und die Art der Informationssammlung in Kombination mit Untersuchungen der Kriterien der Partnerwahl durch die Weibchen. In der vorliegenden Studie sollte diese Lücke beim neotropischen Erdbeerfröschchen (*Oophaga pumilio*) geschlossen werden.

Bei verschiedenen Anurenarten konnte bereits gezeigt werden, dass Weibchen Präferenzen für bestimmte männliche Rufmerkmale haben (zusammengefasst von Halliday & Tejedo 1995). Oft wirken Männchen, die die energetisch kostspieligsten Rufe produzieren, attraktiv auf Weibchen (Gerhardt 1988). Verschiedene Rufvariablen benötigen unterschiedlich hohe energetische Investitionen und Weibchen bevorzugen Rufe mit mehr Komponenten, längerer Dauer, höherer Intensität oder höherer Wiederholungsrate (zusammengefasst von Gerhardt & Huber 2002). Akustische Signale können jedoch auch Informationen über die Körpergröße eines Männchens enthalten (Gerhardt & Huber 2002, Poole & Murphy 2007, Rosso *et al.* 2006). Körpergröße ist bei einigen Arten negativ mit der dominanten Frequenz korreliert. Solche Signale können ebenfalls die Partnerwahl eines Weibchens beeinflussen (Gerhardt & Huber 2002, Wells 2007).

Ziel dieser Studie war es, beim Erdbeerfröschchen (*O. pumilio*) einerseits sowohl das Fortpflanzungsverhalten und die Präferenzen der Weibchen für bestimmte Merkmale der Männchen (akustische und physische Merkmale, Territoriengröße, mittlere Überlebensrate der Gelege als Maß für die Brutpflegeleistung eines Männchens) als auch die der Weibchenwahl zugrundeliegenden Taktiken und ihre Kosten aufzuklären. Andererseits sollten

Playbackexperimente zur Überprüfung der erhaltenen Ergebnisse genutzt werden. Da Pröhl (2003) zeigen konnte, dass sowohl eine tiefe dominante Frequenz als auch eine hohe Ruftrate positiv mit dem Fortpflanzungserfolg von männlichen Erdbeerfröschen korrelierten, wurden diese beiden Rufparameter im Verlauf der Experimente getestet.

O. pumilio bietet sich als exzellentes Modellsystem für die angestrebten Untersuchungen aus verschiedenen Gründen an. Erstens sind die Ökologie und das Fortpflanzungsverhalten der Männchen bereits sehr gut untersucht (Baugh & Forester 1994, Bee 2003, Bunnell 1973, Forester *et al.* 1993, Gardner & Graves 2005, Pröhl 1997a, Pröhl 1997b, Pröhl 2002, Pröhl 2003, Pröhl & Berke 2001, Pröhl & Hödl 1999). Zweitens ermöglicht die verlängerte Fortpflanzungszeit (März - Dezember) Beobachtungen über einen längeren Zeitraum hinweg. Aufgrund eines fehlenden Amplexus können erzwungene Paarungen durch die Männchen ausgeschlossen werden. Weibchen paaren sich nur mit Männchen, die sie selbst gewählt haben. Drittens sind Weibchen das allein wählende Geschlecht und weisen im Gegensatz zu vielen anderen Anurenarten sehr hohe Paarungsraten auf. Viertens wurden Varianzen im männlichen Paarungserfolg bereits nachgewiesen.

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden in einem Tieflandregenwald im biologischen Reservat Hitoy Cerere (Provinz Limon, Costa Rica) von Mitte August 2004 bis Ende Mai 2006 durchgeführt. Im Jahre 2004 wurde das Untersuchungsgebiet in 50m Entfernung zum Fluß Hitoy Cerere angelegt. Im Jahre 2005 befand sich das Untersuchungsgebiet ca. 500m entfernt auf einer kleinen Insel zwischen dem Hitoy Cerere und einem nur zeitweise wasserführenden Seitenarm dieses Flusses. Das Areal, das bis vor 20 Jahren von Einheimischen für den Bananananbau genutzt wurde, befindet sich in der Regeneration zum Sekundärwald und ist durch einen hohen Anteil an Helikonien (*Heliconia* spp.) und Bananen (*Musa* spp.) sowie krautigem Unterwuchs, Cyclanthaceae (z.B. *Carludovica rotundifolia*) und einigen wenigen laubabwerfenden Bäumen (z.B. Kautschuk-Baum (*Castilla elastica*)) charakterisiert. Weitere als Larvalhabitat nutzbare Pflanzen wie beispielsweise Bromelien waren nicht vorhanden. Bei der Wahl des Untersuchungsareals wurde auf eine möglichst hohe Individuendichte geachtet. Die 2400m² (2004) bzw. 505m² (2005) großen Untersuchungsgebiete wurde zu Beginn der

Untersuchungen unter Verwendung von in Kopfhöhe verlaufenden Nylonschnüren in 1m² große Quadrate unterteilt, um die Kartierung des Gebietes und die Positionsbestimmung der Individuen zu ermöglichen.

Klimaparameter

Unter Verwendung des Regenmessgerätes WS-7048 (Fa. Europe Supplies Ltd.) wurde die tägliche Niederschlagsmenge (jeweils zusammengefasst von 5:00 bis 5:00 Uhr des folgenden Tages) ermittelt.

Verhaltensbeobachtungen

Der Einfluss der Beobachter auf die Tiere kann als sehr gering eingestuft werden. Keines der Individuen reagierte bei langsamer Annäherung oder Verfolgung mit Flucht oder anderen Anzeichen von Stress. Da hektische Bewegungen vermieden wurden, gingen die Tiere dazu über, die Anwesenheit des Beobachters völlig zu ignorieren. So sind rufaktive Männchen (bereits kurze Zeit nach Beginn der Untersuchungen) bei Annäherung des Beobachters weder geflüchtet noch stellten sie das Rufen ein. Darüber hinaus wurde der Beobachter in mehreren Fällen von verschiedenen Fokusweibchen zeitweise als Sitzwarte genutzt, was darauf schließen lässt, dass dieser nicht als Bedrohung wahrgenommen wurde.

Weibchen

Das Verhalten von 20 Weibchen wurde von September bis Dezember 2004 sowie von April bis August 2005 (insgesamt ca. 1700 Beobachtungsstunden) mittels einer Kombination von „focal animal sampling“ und „ad libitum sampling“ sowie one-zero-sampling (Martin & Bateson 1992) protokolliert. Die Weibchen (Fokusweibchen) wurden einzeln jeweils für einen Zeitraum von einer Eiablage bis zur darauffolgenden Eiablage beobachtet (ca. 5 Tage). Dabei wurde zwischen 5:00 bis ca. 18:00 Uhr (Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang) für das jeweilige Fokusweibchen die Position innerhalb des Quadratsystems in einem Zyklus von 5min ermittelt. Da die Weibchen in der Dämmerung ihre Schlafplätze aufsuchen und diese bis Sonnenaufgang nicht wieder verlassen (eigene Beobachtungen), war eine Beobachtung der Tiere während der Nacht nicht notwendig.

Bezüglich des Verhaltens der Tiere wurde pro Minute notiert, ob die Weibchen Kontakt zu Männchen hatten, Interesse an diesem Männchen oder Paarungsverhalten zeigten oder Eier legten. Als Kontakt wurde dabei gewertet, wenn ein Weibchen sich auf mind. 50cm an ein Männchen annäherte (oder umgekehrt) und sie dabei das Männchen entweder visuell oder akustisch wahrnehmen konnte. Als Interesse an einem Männchen wurde gewertet, wenn ein Weibchen sich entweder zielgerichtet auf ein Männchen zu bewegte und/oder dieses beobachtete. Eine Paarung wurde als eine Interaktion definiert, bei der ein Weibchen einem Männchen über eine gewisse Distanz zum Eiablageplatz folgte und die in einer Eiablage resultierte. Als Beginn der Eiablage wurde der Moment festgelegt, in dem sich beide Geschlechter in das meist eingerollte Eiablageblatt begaben und dieses erst nach Beendigung der Eiablage wieder verließen. Als Ende der Eiablage galt das Verlassen des Eiablageblattes durch das jeweilige Geschlecht. Wenn möglich wurden sowohl nach der ersten als auch nach der zweiten Eiablage die Anzahl der Eier bestimmt. Danach wurden die Gelege täglich kontrolliert, um die Überlebensrate sowie Mortalitätsursachen bestimmen zu können. Um einen Einfluss der Gelegekontrolle auf die Überlebensrate der Eier auszuschließen, wurden alle Gelege, bei denen während der Kontrolle auch nur geringfügige Veränderungen des Eiablageplatzes verursacht wurden, aus weiteren Analysen ausgeschlossen.

Wenn ein Fokusweibchen während des Beobachtungszeitraumes Kaulquappen transportierte, wurde die Datenaufnahme bei diesem Weibchen abgebrochen. Die gesammelten Daten dieses Weibchens gingen nicht in die Analyse ein, da Kaulquappen versorgende Weibchen während dieser Zeit keinerlei Paarungsbereitschaft besitzen (Pröhl & Hödl 1999).

Jedes Fokusweibchen wurde zu Beginn der Datenaufnahme fotografiert, um basierend auf individuellen Mustern von schwarzen Punkten und kurzen Linien über der roten dorsalen Grundfärbung eine Verwechslung mit anderen ebenfalls unmarkierten Weibchen zu verhindern. Erst nach Beendigung der Datenaufnahme wurde das jeweilige Fokusweibchen eingefangen und mittels Zehenamputation (toe clipping) markiert. Diese Methode beeinflusst das Verhalten der Tiere oder die Überlebensrate nicht, wenn nur eine Zehe pro Fuß amputiert wird, sowie Daumen und dritte Zehe der Hinterfüße unangetastet bleiben (Meuche & Grafe 2004, Pröhl 2002). Dabei wurde darauf geachtet, dass pro Gliedmaße nicht mehr als eine Phalangenspitze abgeschnitten wurde. Außerdem wurde der I. „Finger“ nicht amputiert, um Beeinträchtigungen beim Klettern so gering wie möglich zu halten. Die Tiere wurden mit Hilfe einer tragbaren Präzisionswaage (Votcraft PS-250) mit einer Genauigkeit von $\pm 0,01$ g gewogen und mit Hilfe einer Schublehre vermessen (Kopf-Rumpf-Länge (KRL)).

Männchen

Vor Beginn der Datenaufnahme wurden alle Männchen (N = 17) im Untersuchungsgebiet individuell mittels Zehenamputation markiert. Außerdem wurden Fotos von allen Männchen gemacht, um individuelle Muster zur Wiedererkennung nutzen zu können. Die Tiere wurden mit Hilfe einer tragbaren Präzisionswaage (Voltcraft PS-250) mit einer Genauigkeit von $\pm 0,01\text{g}$ gewogen und mit Hilfe eine Schublehre vermessen (KRL).

In der direkten Umgebung der Fokusweibchen wurden an 15 Männchen „scan sampling“ und „one-zero-sampling“ (Martin & Bateson 1992) synchron zu den Beobachtungen der Weibchen insgesamt an 65 Tagen (April 2005 bis August 2005) von mindestens einer weiteren Person durchgeführt.

Da die Rufaktivität der Tiere zwischen 7:00 und 10:00 Uhr morgens am höchsten ist und sowohl Paarungen als auch Eiablagen nur vormittags stattfinden (Pröhl 1997c) wurde das Verhalten aller Männchen im Untersuchungsgebiet von 6:00 bis 10:00 Uhr alle 5min protokolliert. Dabei wurden die Männchen nacheinander in der gleichen Reihenfolge und im gleichen zeitlichen Abstand abgelaufen. Neben der Position wurde auch die Rufaktivität (ja/nein), die Anzahl und wenn möglich die Identität anwesender Weibchen (<50cm Distanz) und die Paarungsaktivität (ja/nein) protokolliert.

Zusätzlich zu den Verhaltensbeobachtungen wurden Rufaufnahmen der Männchen unter Verwendung eines Sony Professional Walkman (WM DC6) und eines Richtmikrofons (Fa. Sennheiser, MZA 14 P48) gemacht. Es wurde versucht, insgesamt pro Männchen 10 Rufsequenzen an verschiedenen Tagen aufzunehmen. Es wurde notiert, ob sich während der Rufaufnahme ein Weibchen in der Nähe des Männchens aufhielt. Alle Rufaufnahmen wurden am Vormittag durchgeführt. Im direkten Anschluss an jede Rufaufnahme wurde die Lufttemperatur in unmittelbarer Nähe des Männchens mittels eines Thermometers (Voltcraft DT-8820 Environment Meter) mit einer Genauigkeit von $0,1^{\circ}\text{C}$ gemessen.

Datenanalyse

Analyse der Rufe

Es wurden 190 Rufsequenzen von 17 Männchen (Mittelwert: 11,2 Sequenzen/Männchen) mit Hilfe der Software Avisoft-SASLab Pro (Fa. Sprech, Berlin, Germany) analysiert bei einer Abtastrate von 44100Hz. Powerspektrogramme (hamming window, FFT-Länge: 256) wurden

für Bestimmung der dominanten Frequenz verwendet. Temporale Eigenschaften wurden mittels eines Oszillogramms (Abb. 2) ausgewertet. Zehn aufeinander folgende Rufe wurden pro Rufaufnahme bezüglich folgender Parameter ausgewertet: Ruflänge [s], Anzahl der Pulse pro Ruf, Pulsrate [Pulse/ms] und dominante Frequenz [kHz]. Zusätzlich wurde für jede Rufaufnahme die Ruftrate [Rufe/s] ermittelt, indem an drei verschiedenen Stellen je über ein Intervall von 2s die Anzahl der Rufe ausgezählt wurde. Für jeden der genannten Parameter wurde anschließend der Mittelwert aus den zehn Einzelrufen pro Rufaufnahme gebildet. Als Maß für den Anteil der Zeit, während der ein akustisches Signal produziert wird, wurde der Duty Cycle [s/s] berechnet. Dieser Wert ergibt sich durch die Multiplikation der Ruftrate mit der durchschnittlichen Ruflänge pro Rufaufnahme (Gerhardt 1991, Taigen & Wells 1985). Um eine auf unterschiedlicher Temperatur während der Rufaufnahmen beruhende Varianz bezüglich der einzelnen Rufparameter ausschließen zu können, wurden alle temperaturabhängigen Parameter (Anhang VI) auf eine Temperatur von 25,6°C (mittlere Temperatur, bei der die Rufaufnahmen gemacht wurden) geeicht. Für jeden einzelnen Rufparameter wurde ein Varianzkoeffizient (CV) innerhalb einer Rufsequenz ($CV_{\text{recording}}$), innerhalb eines Männchens (CV_a) und zwischen den Männchen (CV_b) sowie das Verhältnis CV_b / CV_a berechnet.

Da die An- oder Abwesenheit eines Weibchens die Ausprägung einzelner Rufparameter nachweislich beeinflusste (Anhang VI) und von vielen Männchen nur wenige Rufaufnahmen

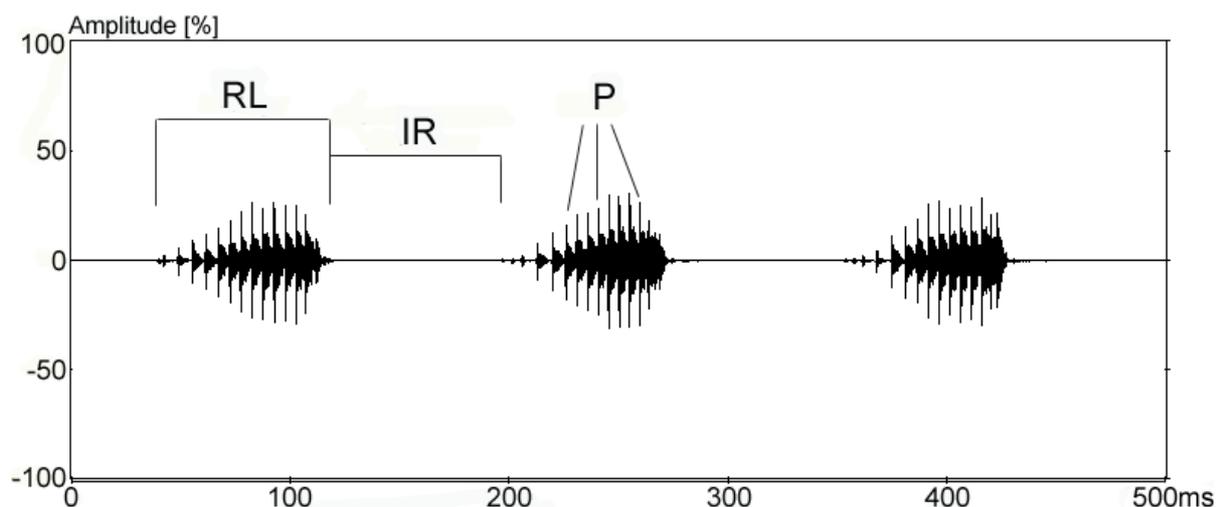


Abb. 2. Oszillogramm von drei aufeinanderfolgenden Rufen einer Rufaufnahme eines männlichen *O. pumilio*. RL = Ruflänge; IR = Intervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden Rufen; P = Pulse.

ohne Weibchen in der Nähe gemacht werden konnten, wurden für weitere Analysen nur Rufaufnahmen verwendet, bei deren Aufnahme das Männchen Sichtkontakt zu mindestens einem Weibchen hatte. Es wurde pro Männchen und Rufparameter ein Mittelwert von diesen Rufaufnahmen verwendet.

Territorien und Home Ranges

Für jedes Männchen innerhalb des Untersuchungsgebietes sowie für jedes Fokusweibchen wurden die Lage und Größe der Territorien bzw. Home Ranges berechnet. Dazu wurden den einzelnen Quadraten des Untersuchungsgebietes XY-Koordinaten zugewiesen, wobei jede Koordinate dem Zentrum eines 1m² großen Quadrates entsprach. Mit Hilfe der Software ArcView GIS 3.3. (Fa. Environmental Systems Research Institute (ESRI)) sowie den Zusatzprogrammen Spatial Analyst 2.0a (Fa. ESRI), Cad2Shape 3.0, Home Range Extension (Rodgers & Carr 1998) wurden Home Range- bzw. Territoriengrößen mittels der adaptiven Kernel Methode (Worton 1989) berechnet. Als smoothing factor wurde dabei der optimale Referenzwert einer bekannten Standardverteilung (h_{ref}) (Silverman 1986, Worton 1989) verwendet. Folgende Formel lag der Berechnung zugrunde:

$$h_{ref} = n^{-1/6} \sqrt{\frac{\text{var}_x + \text{var}_y}{2}}$$

Dabei wurden eine Dichtefunktion und somit interpolierte Home Ranges (Weibchen) bzw. Territorien (Männchen) berechnet, die sich über 95% der Positionsdaten erstreckten. Zusätzlich wurde für jedes Fokusweibchen eine Dichtefunktion für das Kerngebiet (50% der Positionsdaten) berechnet. Da sich nichtrufende Männchen unter Umständen in fremden Territorien aufhalten können (I. Meuche, persönliche Beobachtung; Pröhl 1997c) wurden für die Berechnung der Territoriengröße nur Positionsdaten von rufenden Männchen verwendet. Die Positionen der Männchen wurden jeweils zu einzelnen Unterdatensätzen von acht aufeinander folgenden Tagen zusammengefasst. Für jedes Männchen wurde anschließend die mittlere Territoriengröße über die aufeinander folgenden Unterdatensätze berechnet. In die Berechnung des Home Ranges der Weibchen gingen alle Positionsdaten (von 5:00 - 18:00 Uhr) im Zeitraum von einer bis zur nächsten Eiablage ein. Für alle Tiere standen mehr als 30 Positionen zur Verfügung, wodurch eine Beeinflussung der Methode durch einen zu geringen Stichprobenumfang ausgeschlossen werden kann (Seaman *et al.* 1999). Der zeitliche Abstand

zwischen den einzelnen Positionen betrug 5min. Nach De Solla et al. (1999) wird eine zeitliche Unabhängigkeit aufeinanderfolgender Datenpunkte für die Berechnung von Kernel Home Ranges nicht benötigt. Da gemäß ihrer Untersuchung hingegen konstante Zeitintervalle und Maximierung der Anzahl der Beobachtungen trotz erhöhter Autokorrelation die Präzision der Schätzungen erhöht, werden die Annahmen für die Berechnung von Home Ranges bzw. Territorien durch einen geringen zeitlichen Abstand von 5min nicht verletzt.

Im Anschluss wurde mit Hilfe der erwähnten Programme um das Kerngebiet eines jeden Fokusweibchens ein Radius von 5 und 10m (willkürlicher Standard) berechnet und dargestellt, um die räumlichen Verteilungen der Home Ranges bzw. Territorien von Männchen und Weibchen besser erfassen zu können.

Kondition

Da die Kondition der Individuen die Partnerwahl beeinflussen kann (z.B. Rintamaki *et al.* 1995), wurde für alle Männchen und Weibchen ein Konditionsindex (Jakob *et al.* 1996, Murphy 1994) berechnet. Dieser wurde durch die Regression zwischen dem Gewicht aller Männchen bzw. Weibchen und ihrer KRL ermittelt (Anhang V). Die Kondition eines Tieres wurde als Abweichung seines Gewichts von dem durch die Regression vorhergesagten Gewichts definiert (Residuen), so dass Individuen mit schlechter Kondition negative Residuen besaßen und Individuen mit guter Kondition positive.

Gelege

Es wurde analysiert, ob die Gelegegröße in Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren variiert. Dabei wurde einerseits die mittlere Gelegegröße für jedes Fokusweibchen berechnet und eine multiple Regression nach den Kriterien einer Forward Selection zwischen diesem Parameter und Kondition, Größe und Gewicht der Weibchen durchgeführt. Darüber hinaus wurde mittels einer linearen Regression ermittelt, ob zwischen der Anzahl der Eier eines Weibchens (bei der zweiten Eiablage) und der Anzahl der Tage, die seit der ersten protokollierten Eiablage vergangen waren, ein Zusammenhang bestand. Auch eine mögliche Abhängigkeit des Zeitintervalls zwischen zwei aufeinanderfolgenden Eiablagen von Niederschlag wurde unter Verwendung einer linearen Regression untersucht. Dabei wurde der prozentuale Anteil von Tagen ohne Regen an der Gesamtzeit zwischen zwei Eiablagen ermittelt.

Zusätzlich wurde die Varianz der Gelegegröße eines Weibchens in Abhängigkeit von den Qualitäten des Paarungspartners untersucht. Einerseits wurde mittels einer Spearman Rangkorrelation analysiert, ob Männchen mit bestimmten Merkmalen im Mittel auch größere Gelege haben. Andererseits wurde mit Hilfe des Wilcoxon-Tests für gepaarte Stichproben verglichen, ob mit dem Paarungspartner, der eine höhere Ausprägung eines bestimmten Merkmals aufwies, eine höhere Anzahl von Eiern gelegt wurde. Als Qualitätsmerkmale der Männchen wurden dabei Ruflänge, Anzahl der Pulse pro Ruf, Pulsrate, Frequenz, Rufrate, Duty Cycle, Größe, Gewicht, Kondition sowie die Brutpflegeleistung herangezogen. Die Brutpflegeleistung eines Männchens wurde als Überlebensrate (prozentualer Anteil überlebender Eier an der ursprünglichen Gelegegröße) seiner Gelege bis zum 9. Tag nach der Eiablage definiert. Die Überlebensrate zu einem späteren Zeitpunkt wurde nicht bestimmt, da die Weibchen nach 10 Tagen bereits beginnen, ihre Larven zu transportieren (Pröhl 1997b, Pröhl & Hödl 1999) und somit nicht ermittelbar ist, ob eine Abnahme der Gelegegröße auf Mortalität zurückzuführen ist. Darüber hinaus wurde analysiert, ob die Überlebensrate der Eier (als Indiz für die Brutpflegeleistung eines Männchens) in Zusammenhang mit den oben genannten Qualitätsmerkmalen steht (Spearman Rangkorrelation).

Partnerwahl

Da die einzelnen theoretischen Modelle über Partnersuchtaktiken u.a. auf Vorhersagen über die Kontaktmuster zwischen Weibchen und Männchen basieren, wurde für jedes Fokusweibchen eine Quantifizierung und Identifizierung der Kontaktmännchen insgesamt und pro Tag (für den Zeitraum zwischen zwei Eiablagen) durchgeführt. Für das Jahr 2005 konnte zusätzlich die Anzahl der Männchen, die dem jeweiligen Weibchen zum Zeitpunkt der Paarung (0 - 10 min vor Paarung) bzw. unmittelbar vor der Paarung (0 - 60 min vor der Paarung) zur Verfügung standen, festgestellt werden. Dabei wurden nur Männchen, die im genannten Zeitraum vor der Paarung in einem Umkreis von 5 - bzw. 10m mindestens einmal riefen, als verfügbar definiert, da lediglich rufaktive Individuen von den Weibchen lokalisiert und als Männchen identifiziert werden können (eigene Beobachtungen).

Um auszuschließen, dass die Weibchen in der Nacht vor der Eiablage ihren Schlafplatz bereits in Richtung bevorzugter Männchen verschieben, wurden die Positionen des letzten Schlafplatzes relativ zum Kerngebiet des Weibchens ausgewertet. Außerdem wurde für den Tag der Eiablage der Zeitraum berechnet, in dem die meisten Weibchen beginnen, ihr Kerngebiet zu verlassen und sich einem Männchen zu nähern.

Für die Evaluierung der Weibchenpräferenzen wurde für die aus dem Jahre 2005 vorliegenden Daten zunächst die Distanz zwischen dem Weibchen und allen Rufnern im Umkreis von 5 und 10m für fünf verschiedene Zeitintervalle (0 - 10min, 10 - 30min, 30 - 60min, 60 - 120min, 120 - 180min vor der Paarung) ermittelt, um zu überprüfen, ob die Weibchen sich mit dem im jeweiligen Zeitraum nächsten Rufer später verpaaren. Dabei wurde zwischen verschiedenen Zeitintervallen unterschieden, da für *O. pumilio* bislang keinerlei Informationen darüber vorliegen, wann die Weibchen mit der Wahl beginnen bzw. ihre Entscheidung treffen.

Um festzustellen, ob die Distanz zu weiteren rufenden Männchen die Entscheidung eines Weibchens, sich mit dem nächsten Rufer zu verpaaren, beeinflusst, wurde die zusätzliche Distanz ermittelt, die ein Weibchen hätte zurücklegen müssen, um zum zweitnächsten Männchen zu gelangen. Die Berechnung der Distanzen wurde für die Zeit 30 - 60min vor Initiierung der Paarung durchgeführt, da 0 - 30min vor Paarungsinitiierung nicht ausgeschlossen werden kann, dass die Weibchen nicht bereits selbst aktiv die Distanz zum späteren Paarungspartner verkürzt haben. Unter Verwendung einer logistischen Regression wurde analysiert, ob die zusätzlich zurückzulegende Distanz einen Einfluss auf die Wahrscheinlichkeit hatte, dass Weibchen sich mit dem nächsten Männchen verpaarten.

Die einzelnen Partnersuchtaktiken machen unterschiedliche Vorhersagen über die Qualitäten der gewählten Männchen im Vergleich zu nichtgewählten Männchen. In der vorliegenden Studie wurde bezüglich der Qualitäten der Männchen zwischen Kondition, Gewicht und Größe (KRL) eines Männchen, dessen Territoriengröße sowie verschiedenen Rufmerkmalen (Ruflänge, Pulsanzahl, Pulsrate, Frequenz, Rufrate und Duty Cycle) und der mittleren Überlebensrate seiner Gelege unterschieden. Mittels des 2-seitigen Binomial-Tests wurde ermittelt, ob die Weibchen unter den beiden im jeweiligen Zeitintervall vor Paarungsinitiierung nächsten rufenden Männchen das beste im Hinblick auf die genannten Merkmale wählten. Standardmäßig wurden die einzelnen Weibchen nur einmal von einer bis zur nächsten Eiablage (s.o.) beobachtet, daher liegen keine systematischen Erhebungen zu deren späterem Wahlverhalten vor. Während der systematischen Beobachtung der Männchen konnten jedoch einige Informationen über weitere Paarungen und Paarungspartner der Weibchen erfasst werden. Unter Verwendung des Wilcoxon-Tests für gepaarte Stichproben wurde überprüft, ob zwischen dem Mittelwert aller bekannten Paarungspartner im Vergleich zum Mittelwert aller anderen nicht gewählten Männchen ein Unterschied bestand. Eingegangen sind dabei nur Männchen, deren Territorium mit dem Home Range des jeweiligen Weibchens überlappte.

Playbackexperimente

Herstellung synthetischer Rufe

Im Vorfeld der Experimente wurden Rufaufnahmen verschiedener Männchen im Untersuchungsgebiet unter Verwendung eines Sony Professional Walkmans (WM-D6C) und eines Mikrofons (Sennheiser MZA 14 P48) durchgeführt. Aus diesen Aufnahmen wurde ein typischer Ruf anhand der von Pröhl (2003) in derselben Population ermittelten Mittelwerte ausgewählt und am Computer mit Hilfe der Software Avisoft-SASLab Pro (Fa. Sprech, Berlin, Germany) nachgebaut (Abb. 3). Dabei wurde dieser nachgebaute Ruf einmal mit 4,0kHz (Mittelwert der Population), einmal mit 4,4kHz (Mittelwert der Population + $2x S_D$) und einmal mit 3,6kHz (Mittelwert der Population - $2x S_D$) synthetisiert. Die Ruftrate dieser synthetischen Rufe wurde mit Hilfe der Software Goldwave (Goldwave Inc.) variiert. Dabei wurden Rufserien mit einer Ruftrate von 6,5 Rufen/sek (Mittelwert der Population), 8 Rufen/sek (Mittelwert der Population + $2x S_D$) und 5 Rufen/sek (Mittelwert der Population - $2x S_D$) hergestellt und mit Hilfe einer Endlosschleife auf Sony UX-S Chrome Class Premium 60min –Kassetten überspielt.

Versuchsdurchführung

Um Hinweise auf die weiblichen Präferenzen bezüglich ausgewählter männlicher Rufmerkmale zu erhalten, wurden von November 2005 und Mai 2006 zwischen 8:00 und 13:00 Uhr Playbackexperimente erstmals unter natürlichen Bedingungen innerhalb des Home Ranges der jeweiligen Weibchen durchgeführt. Es wurden nur Weibchen getestet, die Paarungsbereitschaft (Weibchen folgen einem rufenden Männchen) signalisiert hatten und einem Männchen bereits über eine gewisse Distanz hinweg in Richtung Eiablageplatz gefolgt waren. Vor Beginn der Experimente wurde das zuvor vom Weibchen als Paarungspartner gewählte Männchen sowie alle Rufer im Umkreis von 5m weggefangen. Eigene Vorversuche haben gezeigt, dass eingefangene Weibchen (wahrscheinlich stressbedingt) weder auf die während der Playbackexperimente präsentierten Rufe reagierten noch nach

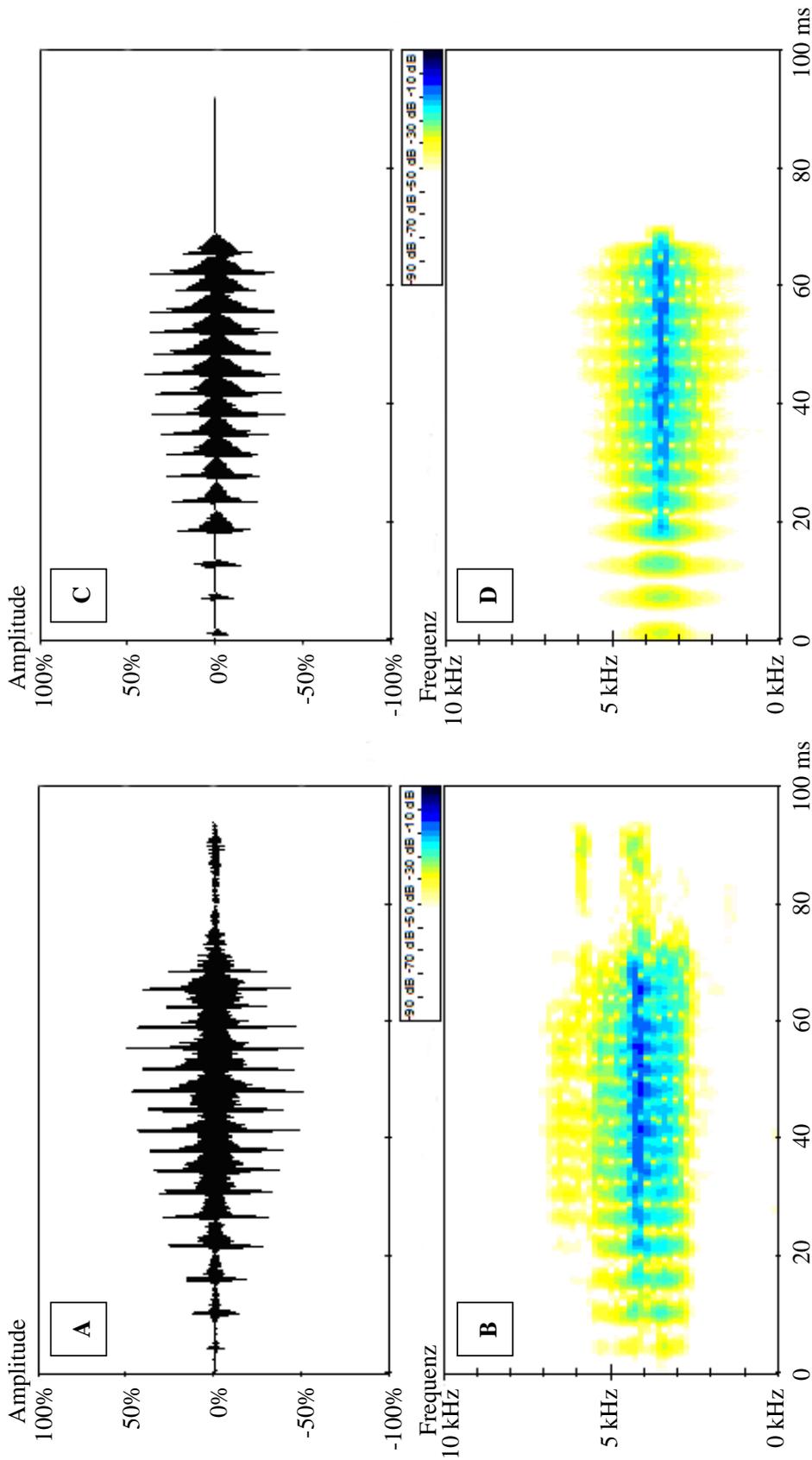


Abb. 3. Oszillogramm (A) und Spektrogramm (B) eines den Mittelwerten der Population bezüglich Ruflänge, Pulsanzahl und Frequenz entsprechenden typischen Rufes von *O. pumilio*, der als Vorbild für die Modellierung des künstlichen Rufes diente; Oszillogramm (C) und Spektrogramm (D) des synthetisch hergestellten Rufes mit einer Frequenz von 3,6 kHz.

Freilassung an rufenden Männchen Interesse zeigten. Um Störungen für das zu testende Weibchen so gering wie möglich zu halten, wurde dieses nicht berührt, sondern direkt vor Ort getestet.

Jedes Weibchen wurde nur einmal innerhalb einer Experimentreihe getestet. Im Anschluss an jedes Experiment wurden die Weibchen gefangen, anhand ihrer Zehenamputation identifiziert oder entsprechend markiert und fotografiert, vermessen (KRL) und gewogen. Zusätzlich wurde die Umgebungstemperatur sowie die Uhrzeit und Dauer des Experimentes bestimmt.

Experimente zur Ruftrate

Um bei den einzelnen Tests gleiche Abstände zwischen den Lautsprechern sowie zwischen Lautsprecher und dem jeweiligen Weibchen unter natürlichen Bedingungen im Freiland zu gewährleisten, wurden zwei feuchtigkeitunempfindliche Lautsprecher (VISATON FRS 10 WP Breitbandlautsprecher) im Abstand von 2m voneinander und in einem Winkel von 45° auswechselbar auf einem Holzbrett montiert (Abb. 4). Beide Lautsprecher waren jeweils über einen Verstärker (Roadstar AM-311 sowohl mit einer 12V Motorradbatterie als auch mit einem Abspielgerät (Sony Professional Walkman WM-D6C) verbunden. In der Mitte des Brettes wurden zwei hintereinander liegende Nägel sowie ein 50cm langer Holzstab im rechten Winkel zum Brett angebracht.

Zu Beginn eines jeden Experiments wurde der Schallpegel beider Lautsprecher mit Hilfe eines Schallpegelmessgerätes (RadioShack Soundlevelmeter (Genauigkeit: $\pm 2\text{dB}$ bei 114dB)) aus einer Distanz von 50cm auf 70dB (Mittelwert der Population (I. Meuche unveröffentlichte Daten)) eingestellt. Danach wurde die gesamte Konstruktion auf das jeweilige Versuchweibchen ausgerichtet. Dabei wurde mit Hilfe des 50cm langen Holzstabs das Brett auf 1m Abstand zum Weibchen platziert. Die beiden Nägel in der Mitte des Brettes dienten dazu, die Konstruktion so auszurichten, dass zwischen dem Weibchen und beiden Lautsprechern ein Winkel von 90° eingeschlossen wurde. Nach dem Ausrichten wurde mit dem Vorspielen der Rufe begonnen. Dabei wurde von einem der beiden Lautsprecher die hohe Ruftrate (8 Rufe/sek) präsentiert und gleichzeitig vom anderen Lautsprecher die niedrige Ruftrate (5 Rufe/sek). Die Frequenz der Rufe beider Lautsprecher betrug 4kHz (Mittelwert der Population (Pröhl 2003)). Alle anderen Rufparameter stimmten zwischen beiden Lautsprechern überein und entsprachen dem Mittelwert der Population. Bewegte sich das Weibchen von den Lautsprechern weg oder lief parallel zum Brett, wurde die Konstruktion erneut auf Position des Weibchens ausgerichtet, um den oben genannten Winkel und gleichen

Abstand zu beiden Lautsprechern weiterhin zu gewährleisten. Erst wenn das Weibchen eine positive Phonotaxis erkennen ließ und sich nach vorn oder gezielt auf einen der beiden Lautsprecher hinbewegte, wurde auf eine erneute Ausrichtung verzichtet. Eine Annäherung weniger als 20cm an eine Schallquelle wurde als Wahl des entsprechenden Stimulus gewertet. Weibchen, die mit Flucht reagierten oder keine Reaktion zeigten, wurden nicht gewertet. Um Seitenpräferenzen ausschließen zu können, wurden die zu testenden Rufserien oder die Lautsprecher zwischen den Tests seitenvertauscht.

Experimente zur Frequenz

Die Durchführung der Frequenz-Experimente entspricht der der Experimente zur Ruftrate. Allerdings wurde der Schallpegel in einem Abstand von 140cm zu den Boxen auf 67dB eingestellt, um zu gewährleisten, dass den Versuchsweibchen, die einen Abstand von 140cm zu beiden Schallquellen hatten, die Frequenzen beider Lautsprecher mit gleicher Lautstärke präsentiert wurden.

Aus einem Lautsprecher wurden Rufe mit einer tiefen Frequenz (3,6kHz) vorgespielt und gleichzeitig aus dem anderen Lautsprecher Rufe mit einer hohen Frequenz (4,4kHz). Alle anderen Rufparameter stimmten zwischen beiden Lautsprechern überein und entsprachen dem Mittelwert der Population.

Experimente zur Distanz

Um zu untersuchen, ob die Weibchen nähere Rufer bevorzugen, wurden zwei Lautsprecher in unterschiedlicher Distanz zum Weibchen auf ein Holzbrett montiert (Abb. 5). Der Mittelpunkt des vorderen Lautsprechers befand sich 100cm vom jeweiligen Untersuchungsweibchen entfernt. Beim hinteren Lautsprecher betrug die Distanz 220cm. Die Seite des Brettes, auf der sich der zum Weibchen nähere Lautsprecher befand, wurde zwischen den einzelnen Tests gewechselt. Aus beiden Lautsprechern wurde derselbe Ruf mit 70dB (eingestellt bei einer Distanz von 50cm) vorgespielt. Somit betrug die Lautstärke des vorderen Lautsprechers an der Startstelle der Weibchen 63dB und die Lautstärke des hinteren Lautsprechers 55dB. Die Rufe entsprachen bezüglich der einzelnen Rufparameter dem Mittelwert der Population und wurden mit einer Frequenz von 4,4kHz vorgespielt. Der Abstand zwischen beiden Lautsprechern betrug 230cm. Zwischen dem Untersuchungsweibchen und beiden Boxen wurde ein Winkel von 80° eingeschlossen. In der Mitte des Brettes waren wie bei den Experimenten zur Ruftrate und Frequenz 2 Richtungsnägel sowie ein 66cm langer Holzstab in

einem Winkel von 45° auf dem Holzbrett angebracht. Beides diente zur exakten Ausrichtung der Konstruktion auf das Weibchen. Die generelle Durchführung der Experimente entspricht der Durchführung der Experimente zur Ruftrate.

In einem weiteren Experiment sollte getestet werden, wie sich Weibchen verhalten, wenn sich beide Lautsprecher nicht nur in der Distanz sondern auch in der Frequenz unterscheiden. Dazu wurde derselbe experimentelle Aufbau verwendet wie bei dem gerade beschriebenen einfachen Distanzexperiment. Allerdings wurden aus dem vorderen Lautsprecher Rufe mit der höheren Frequenz (4,4kHz) vorgespielt und aus dem hinteren Lautsprecher Rufe mit der tieferen Frequenz (3,6kHz). An der Startstelle der Weibchen betrug dabei die Lautstärke der tiefen Frequenz 57dB und die Lautstärke der hohen Frequenz 63dB.

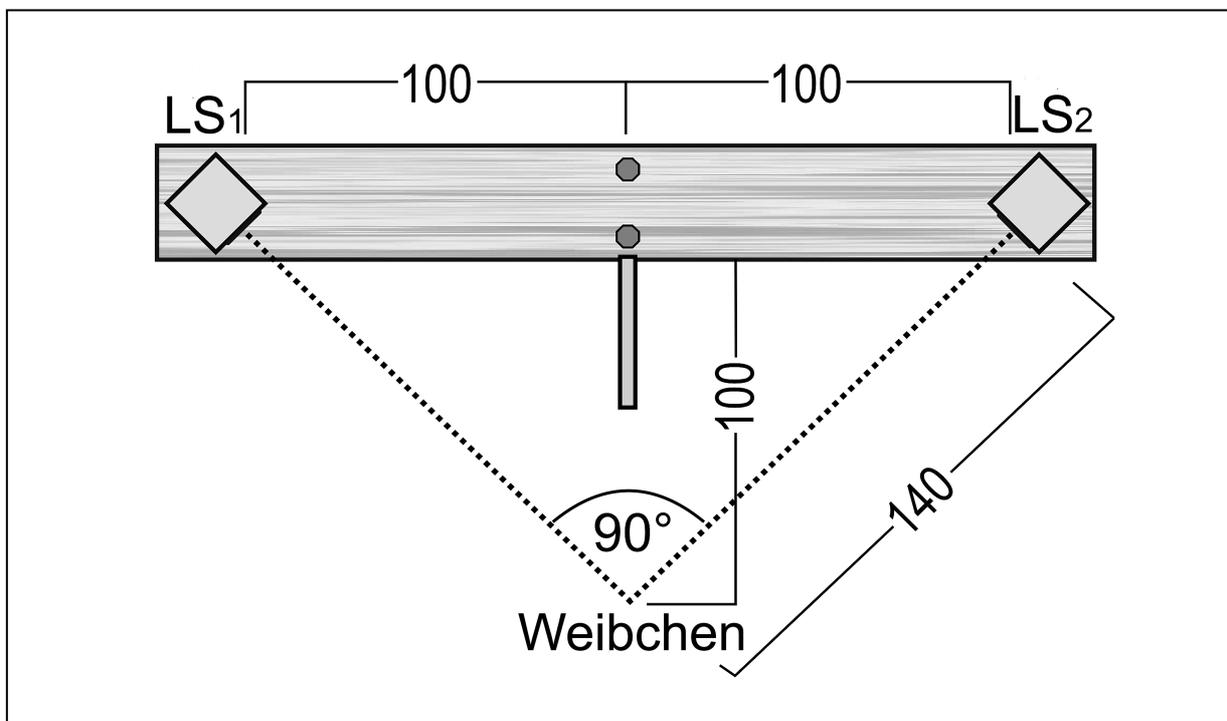


Abb. 4. Schematische Darstellung der Apparatur zur Durchführung der Experimente zu Frequenz und Ruftrate. Alle Längenangaben in cm. Zwei Lautsprecher (LS) wurden in einem Abstand von 200cm und einem Winkel von 45° auf einem Holzbrett montiert. Der 50cm lange Holzstab (dunkelgrau dargestellt) diente zur Einstellung der Entfernung von 100cm zwischen Weibchen und Brett. Um einen Winkel von 90° zwischen Weibchen und beiden Lautsprechern zu gewährleisten, wurde die gesamte Konstruktion mit Hilfe von zwei großen Nägeln (dunkelgraue Kreise) so ausgerichtet, dass die Köpfe beider Nägel sowie das zu testende Weibchen auf einer Linie lagen.

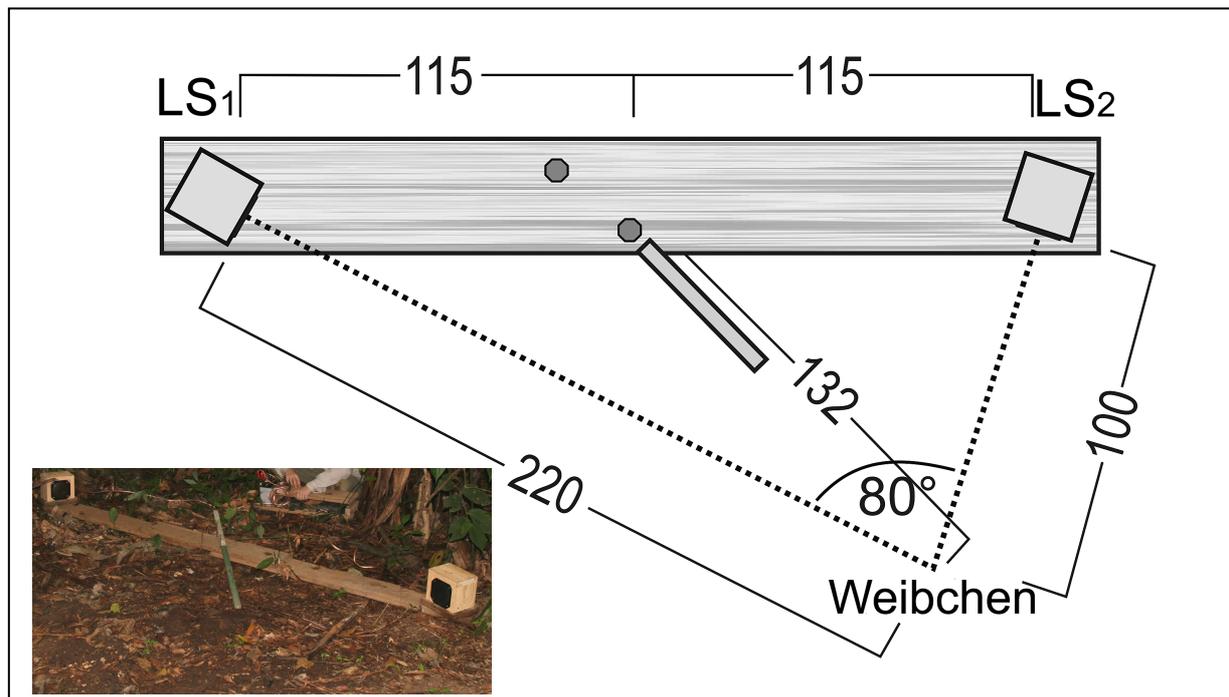


Abb. 5. schematische Darstellung der Apparatur zur Durchführung der Experimente zur Distanz. Alle Längenangaben in cm. Zwei Lautsprecher (LS) wurden in einem Abstand von 230cm auf einem Holzbrett montiert. Der 66cm lange Holzstab (dunkelgrau dargestellt) diente zur Einstellung der Entfernung von 132cm zwischen Weibchen und Brett. Um einen Winkel von 80° zwischen Weibchen und beiden Lautsprechern zu gewährleisten, wurde die gesamte Konstruktion mit Hilfe von zwei großen Nägeln (dunkelgraue Kreise) so ausgerichtet, dass die Köpfe beider Nägel sowie das zu testende Weibchen auf einer Linie lagen.

Statistische Auswertung

Die Ergebnisse der Playbackexperimente wurden jeweils mit einem 2-seitigen Binomialtest auf ein Abweichen von einer Zufallsverteilung geprüft. Vergleiche zwischen sowie innerhalb der Experimente wurde in Abhängigkeit von der Verteilung der Daten mit einem T- oder Mann-Whitney U-Test ausgewertet. Soweit nicht anders vermerkt, werden jeweils der Mittelwert $\pm S_D$ angegeben.

Ergebnisse

Eiablage

Das Zeitintervall zwischen zwei Eiablagen eines Weibchens betrug 2004 im Mittel $5,0 \pm 0,55$ Tage ($N = 6$) bzw. 2005 im Mittel $5,9 \pm 2,8$ Tage ($N = 15$). Die Eiablagen wurden im Median gegen 9:30 bzw. 8:55 Uhr (2004 bzw. 2005) initiiert. Die Geschlechter investierten unterschiedlich viel Zeit in das Eiablagegeschehen. Während die Männchen 2004 im Schnitt schon nach $17,1 \pm 5,1$ min ($N = 10$) bzw. 2005 nach $19,8 \pm 5,5$ min ($N = 9$) den Eiablageplatz verließen, benötigten die Weibchen bis zur Beendigung der Eiablage $49,0 \pm 16,9$ min ($N = 7$) im Jahre 2004 bzw. $53,4 \pm 12,4$ min ($N = 16$) im Jahre 2005. Männchen verließen den Eiablageort somit signifikant schneller als Weibchen (T-Test: $t = -8,56$; $N_1 = 23$; $N_2 = 19$; $p > 0,001$). Bei allen beobachteten Eiablagen verließ das Männchen vor dem Weibchen das Eiablageblatt. Weder bezüglich der Dauer des Eiablagegeschehens der Männchen (T-Test: $t = 1,1$; $N_1 = 10$; $N_2 = 9$; $p > 0,05$) noch der Weibchen (T-Test: $t = -0,62$; $N_1 = 16$; $N_2 = 7$; $p > 0,05$) gab es zwischen den Jahren signifikante Unterschiede.

Die Männchen riefen während und kurze Zeit nach den Eiablagen nicht. Die Dauer dieser Rufpausen betrug 2004 bzw. 2005 durchschnittlich $27,4 \pm 9,4$ min ($N = 7$) bzw. $34,6 \pm 15,5$ min ($N = 9$). Drei Männchen riefen nach der Eiablage im Verlauf der Datenaufnahme am jeweiligen Tag nicht wieder. Diese Männchen wurden aus den Berechnungen ausgeschlossen. Zwischen beiden Jahren gab es keine signifikanten Unterschiede (T-Test: $t = 1,1$; $N_1 = 9$; $N_2 = 7$; $p > 0,05$) bezüglich der Rufpausen der Männchen.

Die Gelegegröße betrug 3 - 8 Eier (im Mittel $6 \pm 1,04$ (2004; $N = 6$) bzw. $4,8 \pm 1,02$ (2005; $N = 15$) Eier). Während die mittlere Gelegegröße eines Weibchens von der Kondition des Weibchens abhängig war (multiple Regression (Kondition und Größe gingen in das Modell ein): $F = 4,77$; $R = 0,65$; $R^2 = 0,42$; $p < 0,05$) (Tab. 1), wurde die Anzahl der Eier pro Gelege vor allem durch die Anzahl der Tage zwischen zwei aufeinander folgenden Eiablagen bestimmt (lineare Regression: $F = 9,93$; $R = 0,63$; $R^2 = 0,4$; $N = 17$; $p < 0,01$) (Abb. 6). Die Zeit bis zur Eiablage wiederum war umso länger, je höher der prozentuale Anteil von Tagen ohne Regen an der Gesamtzeit zwischen zwei Eiablagen war (lineare Regression: $F = 20,63$; $R = 0,74$; $R^2 = 0,55$; $N = 19$; $p < 0,001$). Am Vortag jeder Eiablage ist Regen gefallen (Anhang III). Bei 31% der Weibchen ($N = 19$) ist auch am Morgen der Eiablage Regen gefallen. Bei 16% der Weibchen hat es zwischen beiden Eiablagen an jedem Tag geregnet. Diese 3 Weibchen legten im Median nach 2 Tagen erneut Eier und waren somit signifikant

schneller als andere Weibchen, bei denen im Median 6 Tage zwischen zwei Eiablagen lagen (Mann-Whitney-U-Test: $U = 0,5$; $N_1 = 3$; $N_2 = 16$; $p < 0,01$).

Insgesamt konnten zwei Weibchen bei der Ablage unbefruchteter Gelege (Abb. 7) beobachtet werden. Beide Weibchen wurden durch externe Störfaktoren (wie territoriale Kämpfe zwischen Männchen, beißende Ameisen, oder Männchen, die sich unter mehreren Weibchen nicht entscheiden konnten) bei der Paarung gestört. Beide Weibchen begannen nach einiger Zeit aufgrund je eines der genannten Störfaktoren das ursprünglich gewählte Männchen zu verlassen und hektisch und zielgerichtet andere nahe gelegene Männchen aufzusuchen. Auch bei diesen Männchen wurde die Paarung durch einen oder mehrere der oben genannten Störfaktoren unterbrochen. Von einer Minute auf die andere verloren diese Weibchen das Interesse an den noch immer rufenden und ihnen folgenden Männchen und kehrten in ihr Kerngebiet zurück. Im Laufe des späten Nachmittags legten diese Weibchen ihr Gelege unbefruchtet an ihrem momentanen Aufenthaltsort unter einem Blatt ab.

Sowohl 2004 als auch 2005 konnten je 2 multiple Gelege (1 Männchen führte nacheinander mindestens zwei Weibchen an denselben Eiablageplatz) gefunden werden (Anhang IV). Außerdem konnten 2004 zwei Männchen dabei beobachtet werden, wie sie außer einem Weibchen auch je ein nichtrufendes Männchen zum Eiablageplatz führten. In einem der beiden Fälle gelang es dem nichtrufenden Männchen, sich mit unter das Blatt zu begeben. Ob es zu einer Befruchtung des Geleges durch beide Männchen kam, ist unbekannt. Das nicht rufende, territoriums fremde Männchen verließ das Blatt erst nach dem Territoriums inhaber, jedoch vor dem Weibchen.

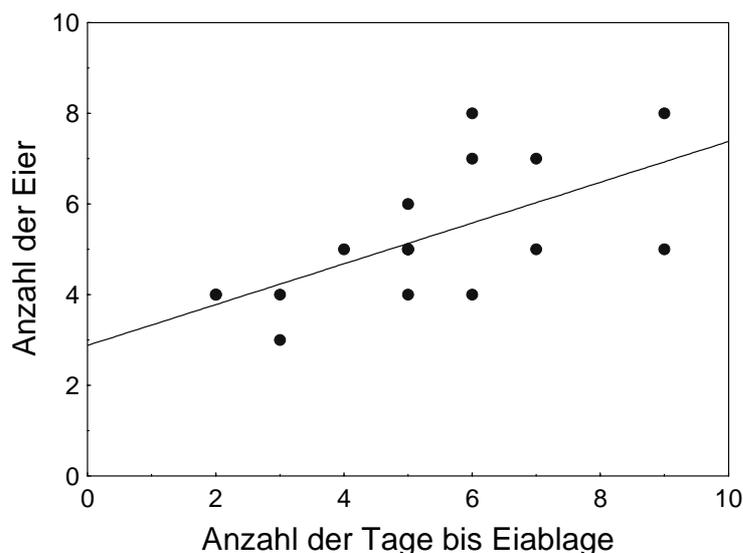


Abb. 6. Lineare Regression zwischen der Zeit bis zur Eiablage und der Gelegegröße (N = 17 Weibchen).



Abb. 7. unbefruchtetes Gelege von *O. pumilio*.

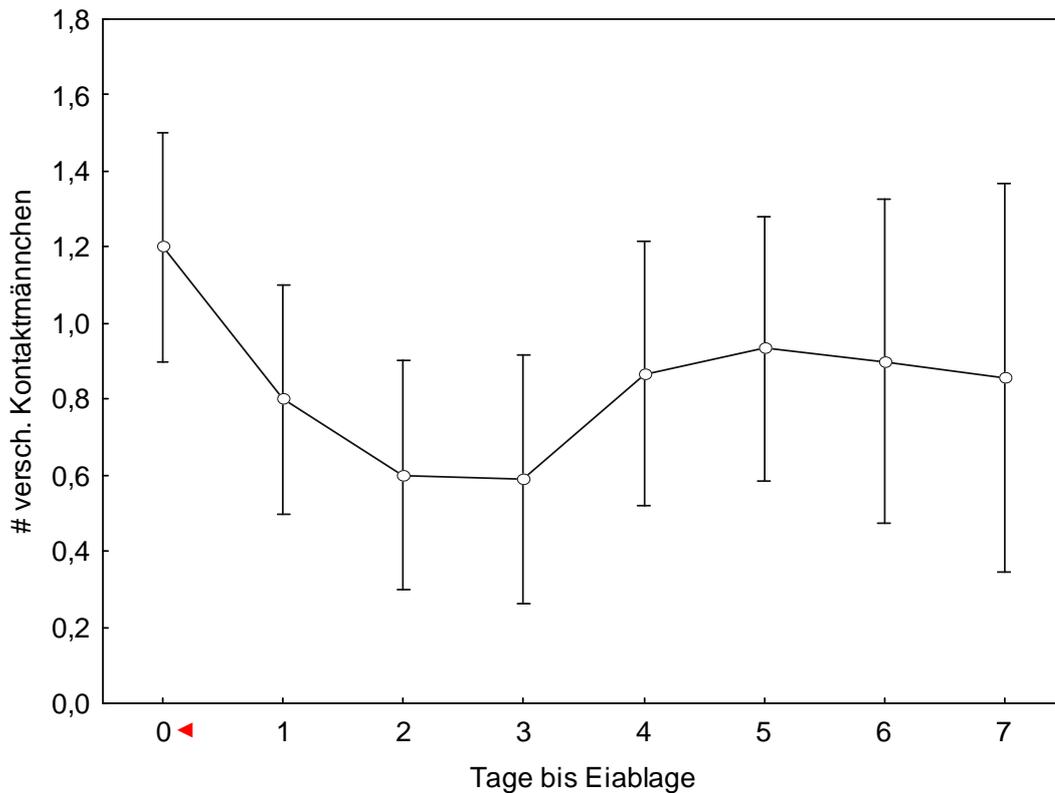


Abb. 8. zeigt die Anzahl der verschiedenen Kontaktmännchen pro Tag in Abhängigkeit von der Zeit bis zur Eiablage. Die Daten von 2004 und 2005 wurden gepoolt, da kein Unterschied zwischen ihnen bestand (T-Test: $t = 1,4$; $N_1 = 15$; $N_2 = 5$; $p > 0,05$). Der Paarungspartner wurde am Tag der Eiablage mitgezählt. Dargestellt sind jeweils der Mittelwert und das 95% Vertrauensintervall. ◀ kennzeichnet den Tag der Eiablage. 1-faktorielle Anova: $F(7,116) = 1,55$; $p > 0,05$.

Tab. 1. Teilergebnisse des multiplen linearen Modells über Einflüsse von Kondition und Größe eines Weibchens ($N = 16$) auf deren mittlere Gelegegröße.

	Beta	Std.-Fehler von Beta	B	Std.-Fehler von B	T	p
Kondition [g]	0,57	0,21	6,74	2,4	2,8	< 0,05
Größe [mm]	-0,34	0,21	-0,41	0,24	-1,67	> 0,05

Gelegemortalität

Da die Weibchen (N = 4 Beobachtungen) erstmals nach $7,5 \pm 0,6$ Tagen ihre Gelege kontrollierten und laut Pröhl und Hödl (1999) nach 10 Tagen bereits beginnen, ihre Larven zu transportieren, wurde die Überlebensrate der Gelege jeweils 7 und 9 Tage nach der Eiablage bestimmt. 2004 wiesen 86% der Gelege (N= 14) nach 7 Tagen eine Überlebensrate von 0 auf. Nach 9 Tagen war dies bei 100% der Gelege (N= 11) der Fall. Das bedeutet, dass 2004 bei keinem der beobachteten Gelege das transportfähige Larvenstadium erreicht werden konnte. 2005 waren 57% der Gelege (N= 30) nach 7 Tagen und 75% (N= 24) nach 9 Tagen vernichtet. Mortalitätsursachen waren Verpilzung, Vertrocknung und Prädation (Anhang IV). Es konnten in und neben den Gelegen Ringelwürmer, Diplopoden, Schnecken und Spinnen gesichtet werden. Bei einem Gelege konnte ein Prädationsereignis durch Ameisen direkt beobachtet werden.

Partnerwahlverhalten der Weibchen

Anzahl der Kontaktmännchen

Insgesamt wurde die Partnerwahl bei 5 (2004) bzw. 15 (2005) Weibchen beobachtet. Dabei standen den Weibchen (2005) in einem Umkreis von 5 bzw. 10m um ihr Kerngebiet im Mittel $7,1 \pm 2,2$ bzw. $11,7 \pm 2,7$ Männchen und ihre Territorien zur Partnerwahl zur Verfügung. Die Weibchen hatten jedoch im Zeitraum zwischen zwei Eiablagen nur zu wenigen dieser Männchen Kontakte (Tab. 2). Außer zum Paarungspartner hatten 20% (2004) bzw. 27% (2005) der Weibchen keinen Kontakt zu weiteren Männchen. Im gesamten Zeitraum zwischen zwei Eiablagen hatten 20% (2004) bzw. 7% (2005) der Weibchen außer während der Paarung keinerlei Kontakt zu einem Männchen. Im Jahr 2004 kam es im Verlauf des Untersuchungszeitraumes bei 60% der Weibchen bei der Eiablage zum Erstkontakt mit dem Paarungspartner. Während der Untersuchungen im Jahr 2005 war dies bei 13,3% der Weibchen der Fall. Alle anderen Weibchen hatten zu ihrem Paarungspartner bereits vor dem Eiablagetag mindestens einmal Kontakt.

Ein Vergleich zwischen erster und zweiter Eiablage zeigte, dass nur 8 der 15 Fokusweibchen (2005) dasselbe Männchen erneut wählten. In 83% der Fälle rief der Paarungspartner der ersten Eiablage auch 0 - 60min vor Initiierung der zweiten, in Eiablage resultierenden Paarung.

Tab. 2. Aufgelistet ist die Anzahl der Kontaktmännchen der Weibchen in den Jahren 2004 (N = 5) und 2005 (N = 15) im Zeitraum zwischen zwei Eiablagen. Die Paarungspartner beider Eiablagen wurden einbezogen.

# Kontaktmännchen	2004			2005		
	Mittel	S _D	Min-Max	Mittel	S _D	Min-Max
insgesamt	3,4	1,52	1-5	2,27	1,1	1-5
pro Tag	0,78	0,28	0,33-1	1,02	0,4	0,38-1,67
am Eiablagetag	1,4	0,89	1-3	1,13	0,35	1-2

An Tagen, an denen keine Eiablage stattfand, zeigte keines der Weibchen eine zielgerichtete Bewegung zu einem benachbarten Rufer und auch keinerlei Interesse an einem dieser Männchen. Mit Ausnahme der beiden Fälle (s.o.), in denen Weibchen unbefruchtete Eier legten, resultierten alle begonnenen Paarungen in einer Eiablage. Außerdem gab es keinen bestimmten Tag vor der Eiablage, an dem besonders viele Kontakte zu verschiedenen Männchen initiiert wurden. Es bestand kein Zusammenhang zwischen der Anzahl der Tage bis zur Eiablage und der Anzahl verschiedener Kontaktmännchen pro Tag (Abb. 8). Lediglich $16 \pm 11,6$ min vor bzw. während der Paarung zeigten die Weibchen (N = 15) Interesse an Männchen. Wobei 85% aller Weibchen (N = 15) am Tag der Eiablage nur zu einem einzigen Männchen Kontakt hatten, nur an diesem Interesse zeigten und sich auch nur mit diesem verpaarten. Sie wählten somit also das 1. Männchen, auf das sie am Tag der Eiablage trafen. Die restlichen 15% der Weibchen hatten am Eiablagetag Kontakt zu durchschnittlich 2,3 Männchen und wählten somit das zweite oder dritte Männchen, auf das sie am Tag der Eiablage trafen.

Präferenzen

Distanz

Die Weibchen wählten ein Männchen, das schon 60min vor Initiierung der Paarung das nächste Männchen oder schon 120min vor der Paarung das nächste oder zweitnächste Männchen war (Tab. 3). Die Wahrscheinlichkeit, dass der nächste Rufer gewählt wurde, war unabhängig von der Extradistanz, die 30 - 60min vor Initiierung der Paarung zum zweitnächsten Rufer hätte zurückgelegt werden müssen (Abb. 9; logistische Regressionsanalyse: $b = 0,001$, $\chi^2 = 0,017$, $N_1 = 2$, $N_2 = 8$, $p > 0,05$, $R^2 = 0,002$).

Weder die Größe noch die Kondition der Untersuchungsweibchen hatten einen Einfluss auf die Wahl des Paarungspartners. Weibchen, die nicht das 0 - 60min vor der Paarunginitiierung

nächste Männchen gewählt haben, besaßen die gleiche Kondition (Mann-Whitney U Test: $N_1 = 11$; $N_2 = 2$; $U = 5$; $p > 0,05$) und Größe (Mann-Whitney U Test: $N_1 = 11$; $N_2 = 2$; $U = 4$; $p > 0,05$) wie die Weibchen, die das nächste Männchen wählten.

Im Schnitt waren 0 - 60min vor Initiierung der Paarung in einem 5m-Radius um das Weibchen ($N = 15$) 3 ± 1 Männchen (1 - 4) rufaktiv. 0-10min vor der Paarung waren es durchschnittlich 2 ± 1 Männchen (1 - 4). 28% der Weibchen hatten 0 - 10min vor der Paarung nur ein einziges rufendes Männchen in einem Umkreis von 5m zur Verfügung. 0 - 60min vor der Paarung war dies nur bei 7% der Weibchen der Fall.

79% der Weibchen verpaarten sich mit einem Männchen, dessen Territorium dem Kerngebiet des Weibchens am nächsten war (zweiseitiger Binomial-Test: $N = 14$, $p < 0,05$). 93% der Weibchen ($N = 15$) wählten einen Paarungspartner, dessen Territorium sich in einem 5m-Umkreis um das Kerngebiet des Weibchens befand. Lediglich ein Weibchen wählte ein Männchen, dessen Territorium sich in einem 10m Radius um das Kerngebiet des Weibchens befand (siehe Anhang II). Einen Tag vor der Eiablage kehrte dieses Weibchen nicht in ihr Kerngebiet zurück, sondern übernachtete außerhalb. Dadurch stellte am Tag der Eiablage das gewählte Männchen trotzdem den nächsten Rufer dar, obwohl es sich mehr als 5m vom Kerngebiet des Weibchens entfernt aufhielt.

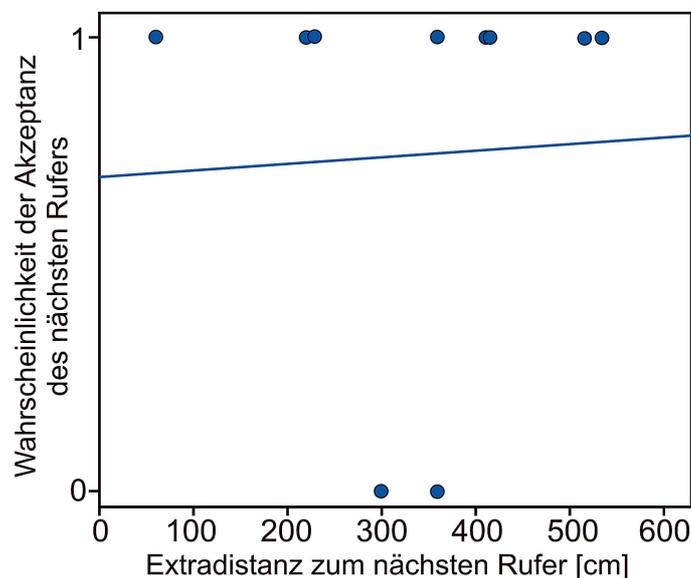


Abb. 9. Die Wahrscheinlichkeit, dass Weibchen ($N = 10$) sich mit dem 30-60min vor der Paarung nächsten rufenden Männchen paaren, als eine Funktion der Extradistanz zum zweitnächsten rufenden Männchen. Die Punkte repräsentieren diese Extradistanzen für Weibchen, die sich mit dem nächsten Männchen verpaart haben (Wahrscheinlichkeit der Akzeptanz des nächsten Rufers = 1) und Weibchen, die das zweitnächste Männchen gewählt haben (Wahrscheinlichkeit der Akzeptanz des nächsten Rufers = 0). Die Linie stellt die logistische Funktion, die den beobachteten Daten angepasst wurde, dar.

Tab. 3. Anzahl der Weibchen aus dem Jahr 2005, die das pro Zeitintervall nächste oder zweitnächste Männchen als Paarungspartner gewählt haben. 1 Bei 20% der Weibchen, die nicht das in diesem Zeitraum nächste Männchen wählten, rief der spätere Paarungspartner zu dieser Zeit noch gar nicht. Bei weiteren 20% rief das in diesem Zeitraum nächste Männchen 0 - 10min vor Initiierung der Paarung nicht mehr. 2 Bei 50% der Weibchen, die nicht das in diesem Zeitraum nächste Männchen wählten, rief der spätere Paarungspartner zu dieser Zeit noch gar nicht. Bei weiteren 25% rief das in diesem Zeitraum nächste Männchen 0 - 10min vor Initiierung der Paarung nicht mehr.

Zeit vor Initiierung der Paarung	N	# Weibchen, die das nächste Männchen wählten	# Weibchen, die das nächste oder zweitnächste Männchen wählten
0 - 10min	15	15	15
10 - 30min	14	12	13
30 - 60min	14	12	14
60 - 120min	13	8 ¹	10
120 - 180min	9	5 ²	6

Zwölf von 15 Weibchen verpaarten sich außerhalb ihres Kerngebietes. Von diesen Weibchen befanden sich 80% noch bis zu 60min vor Initiierung der Paarung innerhalb ihres Kerngebietes. Während 30min vor Paarungsinitiierung 55% der sich außerhalb ihres Kerngebietes verpaarenden Weibchen dieses noch nicht verlassen hatten, waren es 10min vor der Paarung lediglich 9%. Der Schlafplatz befand sich in der Nacht vor der Eiablage bei 91% der Weibchen (N = 11) innerhalb des Kerngebietes und/oder an derselben Stelle wie in vorherigen Nächten. Nur ein Weibchen wies eine verringerte Distanz zum gewählten Paarungspartner auf, da sie ihren Schlafplatz in der Nacht vor der Eiablage in Richtung des Männchens verlagerte.

Qualitäten der Männchen

Die durchschnittliche KRL der Männchen (N = 16) im Untersuchungsgebiet betrug $23,8 \pm 0,79$ mm. Sie wogen im Mittel $1,04 \pm 0,08$ g. Die Kondition der Männchen betrug im Schnitt $-0,01 \pm 0,09$ g. Median und CV für die verschiedenen temperaturkorrigierten Rufparameter sind Tab. 4 zu entnehmen. Die Unterschiede in den CVs innerhalb und zwischen den Männchen waren gering. Das Verhältnis zwischen CV_b/ CV_a war immer kleiner als 2. Die Varianz innerhalb einer Rufaufnahme war bei allen Parametern geringer als die Varianz innerhalb eines Männchens oder zwischen den Männchen. Die Varianz innerhalb eines Männchens war bezüglich der Ruflänge, Ruftrate und des Duty Cycles größer als zwischen

Tab. 4. Deskriptive Statistik für temperaturkorrigierte Rufe. Varianz-Koeffizient (CV) zwischen den Rufen einer Aufnahme ($CV_{\text{recording}}$), innerhalb eines Männchens (CV_a) und zwischen den Männchen (CV_b).

Parameter	Median N = 17	Median $CV_{\text{recording}}$ N = 17	Median CV_a N = 16	Median CV_b N = 16	Median CV_b / CV_a N = 16
Ruflänge [s]	0,066	3,6	9,15	7,8	0,9
Pulsanzahl	15,35	5,5	12,8	18,5	1,4
Pulsrate [Pulse/ms]	0,223	3,8	8,4	15,2	1,8
Frequenz [kHz]	3,99	1,5	3,4	3,6	1,1
Ruftrate [Rufe/s]	6,31	-	7,5	5,9	0,8
Duty Cycle [s/s]	0,42	-	8,5	6,6	0,8

Tab. 5. Die Zahlen kennzeichnen die Anzahl der Weibchen, die 0 - 10min, 10 - 30min bzw. 30 - 60min vor Initiierung der Paarung unter den beiden nächsten rufenden Männchen das höchste oder niedrigste Männchen im Hinblick auf eine bestimmte Merkmalsausprägung gewählt haben. Verwendet wurde der 2-seitige Binomial-Test. Kein Test war signifikant. * Männchen sind gleich schwer.

Parameter	0-10 min vor Paarung			10-30 min vor Paarung			30-60 min vor Paarung		
	N	höchstes ♂	niedrigstes ♂	N	höchstes ♂	niedrigstes ♂	N	höchstes ♂	niedrigstes ♂
Ruflänge [s]	12	7	5	12	7	5	12	7	5
Pulsanzahl	12	5	7	12	5	7	12	5	7
Pulsrate [Pulse/ms]	12	4	8	12	5	7	12	4	8
Frequenz [kHz]	12	6	6	12	6	6	12	6	6
Ruftrate [Rufe/s]	12	5	7	12	5	7	12	5	7
Duty Cycle [s/s]	12	5	7	12	4	8	12	7	5
Größe [mm]	12	8	4	12	7	5	12	7	5
Gewicht [g]	9+3*	4	5	12	6	6	10+2*	4	6
Kondition [g]	12	5	7	12	7	5	12	6	6
Territoriengröße [m ²]	9	3	6	10	4	6	10	3	7
Überlebensrate der Gelege [%]	7	4	3	10	5	5	7	4	3

Tab. 6. Ergebnisse der Spearman Rangkorrelation zwischen der mittleren Überlebensrate [%] der Gelege eines Männchens bis zu 9 Tagen nach der Eiablage und bestimmten Parametern. N = 5. Nach Bonferroni-Korrektur ($p < \alpha = 0,05/9 = 0,0056$) war keine der Korrelationen signifikant.

Parameter	R	T (N-2)	p- Wert
Ruflänge [s]	-0,11	-0,19	0,86
Pulsanzahl	0,22	0,4	0,72
Pulsrate [Pulse/ms]	0,67	1,57	0,22
Frequenz [kHz]	0,89	3,46	0,04
Ruftrate [Rufe/s]	-0,11	-0,19	0,86
Duty Cycle [s/s]	-0,44	-0,87	0,45
Größe [mm]	-0,45	-0,87	0,45
Gewicht [g]	-0,34	-0,62	0,58
Kondition [g]	-0,22	-0,4	0,72

Tab. 7. Ergebnisse der Spearman Rangkorrelation zwischen der mittleren Gelegegröße eines Männchens und bestimmten Parametern. Die mittlere Überlebensrate [%] der Gelege wurde jeweils 9 Tage nach der Eiablage bestimmt. N = 6. Nach Bonferroni-Korrektur ($p < \alpha = 0,05/10 = 0,005$) war keine Korrelation signifikant.

Parameter	R	T (N-2)	p- Wert
Ruflänge [s]	0,37	0,80	0,47
Pulsanzahl	-0,37	-0,80	0,47
Pulsrate [Pulse/ms]	-0,14	-0,29	0,79
Frequenz [kHz]	0,09	0,17	0,87
Ruftrate [Rufe/s]	-0,60	-1,50	0,21
Duty Cycle [s/s]	0,03	0,06	0,96
Größe [mm]	-0,43	-0,95	0,40
Gewicht [g]	-0,26	-0,54	0,62
Kondition [g]	0,31	0,66	0,55
Überlebensrate der Gelege [%]	0,11	0,20	0,86

Tab. 8. Ergebnisse des Wilcoxon-Tests für gepaarte Stichproben, in dessen Verlauf verglichen wurde, ob die Weibchen ihre Gelegegröße variieren - je nachdem, ob der jeweilige Paarungspartner eine höhere oder niedrigere Ausprägung eines bestimmten Merkmals zeigt. Verglichen wurde dabei pro Weibchen nur der 1. und 2. Paarungspartner. Nach Bonferroni-Korrektur ($p < \alpha = 0,05/9 = 0,0056$) war keine der Korrelationen signifikant.

Parameter	N	T	Z	p-Wert
Ruflänge [s]	5	6,5	0,27	0,79
Pulsanzahl	5	2,5	1,35	0,18
Pulsrate [Pulse/ms]	5	3,5	1,08	0,28
Frequenz [kHz]	5	6,5	0,27	0,79
Ruftrate [Rufe/s]	5	6,0	0,40	0,69
Duty Cycle [s/s]	5	4,0	0,94	0,35
Größe [mm]	5	4,0	0,94	0,35
Gewicht [g]	5	6,5	0,27	0,79
Kondition [g]	5	6,5	0,27	0,79

Tab. 9. zeigt bezüglich der Rufparameter die Mediane aller gewählten Männchen eines Weibchens im Vergleich zu den Medianen aller nicht gewählten Männchen (deren Territorium mit dem Home Range des jeweiligen Weibchens überlappt). Nach Bonferroni-Korrektur ($p < \alpha = 0,05/6 = 0,008$) war keine Korrelation signifikant.

Parameter	N	Median		Wilcoxon-Test		
		gewählte ♂	nicht gewählte ♂	T	Z	p
Ruflänge [s]	12	0,06	0,06	29	0,78	0,43
Pulsanzahl	12	15,34	15,89	23	1,26	0,21
Pulsrate [Pulse/ms]	12	0,23	0,24	21	1,41	0,16
Frequenz [kHz]	12	3,96	3,88	34	0,39	0,69
Ruftrate [Rufe/s]	12	6,71	6,59	21	1,41	0,16
Duty Cycle [s/s]	12	0,42	0,42	24	1,18	0,24

den Männchen. Der CV der Frequenz innerhalb eines Männchens ist gleich dem CV zwischen den Männchen. Lediglich die Varianz in der Anzahl der Pulse und in der Pulsrate ist zwischen den Männchen größer als innerhalb der Männchen.

Die Weibchen zeigten keine Präferenz für bestimmte akustische bzw. physische (Größe, Gewicht, Kondition) Merkmale oder die mittlere Überlebensrate der vom Männchen betreuten Gelege (bis zum 9. Tag nach Eiablage) (Tab. 5).

Bezüglich der durchschnittlichen Überlebensrate der Gelege eines Männchens bis zum 9. Tag nach der Eiablage ($N = 5$) konnte kein Zusammenhang mit Rufparametern, Größe, Gewicht oder Kondition nachgewiesen werden (Tab. 6). Männchen mit bestimmten Merkmalen bekommen jedoch im Schnitt keine größeren Gelege von den Weibchen gelegt (Tab. 7). Beim Vergleich beider Eiablagen eines Weibchens zeigte sich ebenfalls kein Zusammenhang zwischen Gelegegröße und bestimmten männlichen Parametern. Die Weibchen legten dem Männchen, das die höhere Ausprägung eines bestimmten Merkmals besaß, weder signifikant mehr noch signifikant weniger Eier (Tab. 8).

Anzahl und Qualitäten weiterer Paarungspartner

Die Weibchen ($N = 14$) konnten im Schnitt bei $4,33 \pm 1,84$ weiteren Eiablagen beobachtet werden (Min = 2; Max = 7). Dabei wählten die Weibchen 1 - 3 verschiedene Paarungspartner ($2 \pm 0,65$). Lediglich 3 Weibchen wählten immer nur denselben Paarungspartner. Die Territorien aller späteren Paarungspartner kreuzten sich mit den Home Range der jeweiligen Weibchen und befanden sich im 5m Umkreis um das Kerngebiet des jeweiligen Weibchens. Unter allen Männchen, deren Home Range mit dem des jeweiligen Weibchens überlappt, konnte kein Unterschied zwischen dem Mittelwert der Qualitäten aller gewählten Männchen eines Weibchens im Vergleich zum Mittelwert aller nicht gewählten Männchen festgestellt werden (Tab. 9).

Playbackexperimente

Im Zeitraum vom 10.11. - 08.12.2005 wurden insgesamt 21 Experimente durchgeführt, von denen 2 wegen technischer Probleme nicht gewertet wurden. In 5 Fällen reagierten die Weibchen nicht. Somit wurden 0 - 3 Exp. pro Tag begonnen (im Mittel $0,72 \pm 1,03$) und $0,6 \pm 0,7$ Exp. pro Tag erfolgreich durchgeführt. Insgesamt konnten dabei an 20 von 29 Tagen aufgrund von Regen oder nicht vorhandener Paarungsaktivität keine Experimente

durchgeführt werden. Im Zeitraum 18.03. - 13.05. 2006 wurden 57 Experimente durchgeführt, in deren Verlauf 15 Weibchen nicht reagierten und somit nicht gewertet wurden. Es wurden 0 - 4 Exp. pro Tag begonnen (im Mittel $1,16 \pm 1,31$) und $0,96 \pm 1,19$ Exp. pro Tag erfolgreich durchgeführt. Die Minimaltemperatur während der Experimente betrug $22,2^{\circ}\text{C}$ und die Maximaltemperatur $30,9^{\circ}\text{C}$. Die Größe der getesteten Weibchen betrug $22,2 - 25,2\text{mm}$. Sie wogen zwischen $1,1$ und $1,5\text{g}$ und besaßen eine Kondition von $-0,06 - 0,3\text{g}$.

Ruftrate

5 von 17 Weibchen reagierten während der Experimente nicht. 5 Weibchen wählten die hohe und 7 Weibchen die niedrige Ruftrate (2-seitiger Binominal-Test: $N = 12$; $p > 0,05$). Die Weibchen wählten den Lautsprecher nicht nach der Ähnlichkeit zum vorher gewählten Männchen. Nur 3 von 9 Weibchen wählten die Schallquelle, deren Ruftrate dem vorher durch das Weibchen gewählten Männchen ähnlicher waren (2-seitiger Binominaltest: $N = 9$; $p > 0,05$). Alle Weibchen näherten sich auf $0 - 5\text{cm}$ an die Lautsprecher an. Die Weibchen, die die höhere Ruftrate wählten, befanden sich weder in einer besseren Kondition (T-Test: $t = -0,96$; $N_1 = 7$; $N_2 = 5$; $p > 0,05$), noch waren sie größer (T-Test: $t = -2,12$; $N_1 = 7$; $N_2 = 5$; $p > 0,05$) oder schwerer (U-Test: $U = 7$; $N_1 = 7$; $N_2 = 5$; $p > 0,05$) als Weibchen, die die niedrigere Ruftrate wählten (Tab. 10). Auch die zum Zeitpunkt der Experimente herrschende Temperatur (T-Test: $t = -1,04$; $N_1 = 7$; $N_2 = 5$; $p > 0,05$) sowie die Uhrzeit der Exp. (T-Test: $t = 0,37$; $N_1 = 5$; $N_2 = 6$; $p > 0,05$) unterschied sich zwischen beiden Weibchengruppen nicht (Tab. 10).

Frequenz

1 von 13 Weibchen zeigte keine Reaktion und wurde aus der Analyse ausgeschlossen. 3 Weibchen wählten die Schallquelle mit der hohen und 9 Weibchen mit der tiefen Frequenz (2-seitiger Binominal-Test: $N = 12$; $p = 0,05$). Die Weibchen wählten den Lautsprecher nicht nach der Ähnlichkeit zum vorher gewählten Männchen. Nur 5 von 9 Weibchen wählten die Schallquelle, deren Frequenz dem vorher durch das Weibchen gewählten Männchen ähnlicher war (2-seitiger Binominaltest: $N = 9$; $p > 0,05$). 66% der Weibchen näherten sich $0 - 5\text{cm}$ an den Lautsprecher an. 34% der Weibchen näherten sich der Schallquelle auf $6 - 20\text{cm}$. Die Kondition, die Größe und das Gewicht der Weibchen, die den Lautsprecher mit der höheren oder tieferen Frequenz wählten, ist in Tab. 10 dargestellt. Auch die zum Zeitpunkt der Experimente herrschende Temperatur (T-Test: $t = -0,002$; $N_1 = 3$; $N_2 = 8$; $p > 0,05$) sowie die

Uhrzeit der Experimente (T-Test: $t = -0,43$; $N_1 = 3$; $N_2 = 9$; $p > 0,05$) und die Dauer des Experimentes (T-Test: $t = 0,44$; $N_1 = 3$; $N_2 = 8$; $p > 0,05$) unterschieden sich zwischen beiden Weibchengruppen nicht (Tab. 10).

Distanz

3 von 15 Weibchen reagierten während der Experimente nicht. Alle anderen Weibchen wählten den näheren Lautsprecher (2-seitiger Binominal-Test: $N = 12$; $p < 0,0001$). Dabei näherten sich 83% der Weibchen auf 0 - 5cm an die Lautquelle an. Die restlichen 17% näherten sich bis auf 11 - 20cm. Die deskriptive Statistik zum Distanzexperiment ist in Tab. 10 dargestellt.

Distanz-Frequenz

4 von 16 Weibchen reagierten während der Experimente nicht. 10 Weibchen wählten den näheren Lautsprecher mit der höheren Frequenz und 2 Weibchen wählten die entferntere Schallquelle mit der tieferen Frequenz (2-seitiger Binominal-Test: $N = 12$; $p < 0,05$). 75% der Weibchen näherten sich bis auf 0 - 5cm an den Lautsprecher an. Die restlichen 25% der Weibchen näherten sich auf 6 - 20cm. Tab. 10 zeigt die Kondition, die Größe und das Gewicht von Weibchen, die den entfernteren oder nahegelegenen Lautsprecher wählten, die zum Zeitpunkt der Experimente herrschende Temperatur sowie die Experimentdauer.

Tab. 10. Deskriptive Statistik zu den einzelnen Playbackexperimenten. Dargestellt sind die Mediane von Weibchen, die eine der beiden angebotenen Alternativen gewählt haben.

	gewählter Parameter							
	hohe Rufrate	niedrige Rufrate	hohe Frequenz	tiefe Frequenz	nahe Schallquelle	entfernte Schallquelle	nahe, hohe Frequenz	entfernte, tiefe Frequenz
Größe ♀ [mm]	24,5	23,4	23,9	24	23,9	-	24	23,8
Gewicht ♀ [g]	1,25	1,15	1,2	1,2	1,15	-	1,2	1,1
Kondition ♀ [g]	0,12	0,05	0,08	0,1	0,06	-	0,09	-0,009
Temp.[°C]	25,2	25	27,6	26	27,2	-	25,3	26,1
Uhrzeit [hh:mm]	10:08	9:55	9:15	9:47	9:54	-	10:23	11:11
Dauer [min]	-	-	29	24	7	-	7	32

Vergleich zwischen den Experimenten

Die 4 Experimenttypen unterschieden sich untereinander weder bezüglich der Größe (1-faktorielle Anova: $F(3, 38) = 0,47$; $p > 0,05$), des Gewichtes (1-faktorielle Anova: $F(3, 38) = 0,76$; $p > 0,05$), der Kondition (1-faktorielle Anova: $F(3, 38) = 0,88$; $p > 0,05$) oder der Uhrzeit (1-faktorielle Anova: $F(3, 43) = 0,64$; $p > 0,05$). Bezüglich der Temperatur (1-faktorielle Anova: $F(3, 43) = 4,1$; $p < 0,05$) wurden die Frequenz-Experimente jedoch bei einer signifikant höheren Temperatur als die Experimente zur Rufrate durchgeführt (Tukey HSD Test: $p < 0,05$). Die Experimentdauer unterschied sich ebenfalls signifikant zwischen den einzelnen Experimenten (1-faktorielle Anova: $F(2, 30) = 5,03$; $p < 0,05$). Die Frequenz-Experimente dauerten länger als die Experimente zur Distanz (Tukey HSD Test: $p = 0,01$).

Diskussion

Präferenzen

Die Ergebnisse dieser Studie weisen daraufhin, dass trotz der existierenden Präferenz für tieffrequente Rufe die Distanz zum Männchen bei der Partnerwahl weiblicher Erdbeerfröschen das entscheidende Kriterium darstellt. Weibchen besuchen nicht verschiedene Männchen nacheinander, sondern akzeptieren am Tag der Eiablage das nächste Männchen.

Mit zunehmender Distanz nimmt die Schallintensität ab. Das Ausmaß, um das man den Schalldruck reduzieren bzw. die Entfernung erhöhen kann, ohne die Präferenz aufzuheben, kann als Indikator für die Wichtigkeit dieses Parameters bei der Partnerwahl verwendet werden (Grafe 1997) und den relativen Vorteil, den ein Weibchen von der Wahl anhand dieses Parameters hat. Dass Distanzunterschiede zu einzelnen Männchen Präferenzen für bestimmte Rufmerkmale aufheben können, konnte bereits von Murphy & Gerhardt (2002) an *Hyla gratiosa* gezeigt werden. Bei *O. pumilio* schien die während der Playbackexperimente nachgewiesene Präferenz für tieffrequente Rufe bereits bei im Vergleich zur Home Range-Größe der Weibchen (Kapitel 4) geringen Distanzunterschieden von 1,20m aufgehoben zu sein. So wurde der weniger attraktive Ruf mit der hohen dominanten Frequenz zu Gunsten geringerer Distanz zum potentiellen Paarungspartner gewählt. Die Verhaltensbeobachtungen

der Weibchenwahl im Feld unterstützen den Stellenwert der Distanz als wichtigster Parameter bei der Weibchenwahl von *O. pumilio*. Einerseits war die Wahrscheinlichkeit, das nächste rufende Männchen zu wählen unabhängig von der Extradistanz, die zum zweitnächsten Rufer hätte zurückgelegt werden müssen. Auch bei geringen Extradistanzen von weniger als 1m wählten die Weibchen den nächsten Rufer. Andererseits konnte keine Bevorzugung von Männchen mit niedrigerer Frequenz festgestellt werden (Tab. 5).

Auch die niedrige Variabilität dieses Parameters unterstreicht, dass die Weibchen ihren Paarungspartner in der von mir untersuchten Population nicht anhand der Frequenz wählten. Entsprechend der von Gerhardt (1991) vorgeschlagenen Kriterien, ist die dominante Frequenz mit einem Varianzkoeffizienten von weniger als 5% als statischer Parameter anzusehen. Darüber hinaus war bezüglich der dominanten Frequenz sowie der Ruftrate, der Ruflänge und des Duty Cycle die Varianz innerhalb eines Männchens größer/gleich der Varianz zwischen den Männchen. Während Rufparameter mit geringem Varianzkoeffizienten eher bei der Arterkennung eine Rolle spielen, sind vor allem Parameter mit hohem Varianzkoeffizienten relevant für die Partnerwahl der Weibchen (Gerhardt 1991, Gerhardt 1994). Die phänotypische Varianz zwischen Männchen sollte dabei größer sein als innerhalb eines Männchens, um als Ansatzpunkt für die Weibchenwahl zur Verfügung zu stehen (zusammengefasst von Jennions & Petrie 1997). Real (1990) zeigte, dass Weibchen bei größerer Varianz zwischen den Männchen wählerischer sein sollten, da der potentielle Nutzen zunehmender Selektivität dadurch ebenfalls ansteigt. Bei *O. pumilio* waren die Anzahl der Pulse pro Ruf und die Pulsrate - bei den bisher untersuchten Anurenarten meist statische Parameter mit geringem Variationskoeffizienten (Gerhardt 1991, Howard & Young 1998, Wollerman 1999) - die variabelsten Parameter. Da die Pulsrate negativ mit der Größe eines Männchens (Meuche et al. unveröffentlichte Daten) sowie mit dessen Alter korreliert (Pröhl 2003), könnten die Weibchen diesen Parameter nutzen, um sich mit größeren, älteren und somit überlebensfähigen Männchen zu paaren (Gute Gene Hypothese (Zahavi 1975)). Ich konnte jedoch keine Hinweise darauf finden, dass die Weibchen ihre Paarungspartner anhand der Pulsrate oder der Anzahl der Pulse wählten (Tab. 5).

Pröhl (2003) konnte in manchen Beobachtungsjahren feststellen, dass der Paarungserfolg eines Männchens positiv mit der Ruftrate und negativ mit der Frequenz und Pulsrate korrelierte. Diese Zusammenhänge müssen jedoch nicht notwendigerweise auf Weibchenwahl zurückzuführen sein. Vielmehr könnten intrasexuelle Interaktionen zwischen Männchen bei der Etablierung von Territorien eine wichtige Rolle spielen. So wäre es möglich, dass Männchen mit bestimmten Eigenschaften (Rufparametern, Kampffähigkeiten) fähig sind,

besonders begehrte Areale mit hoher Weibchendichte (Kapitel 3, Pröhl & Berke 2001) zu verteidigen und somit einen Paarungsvorteil zu erlangen. Wie bei vielen Anuren (Howard & Young 1998, Lopez *et al.* 1988, Wagner 1989), so konnte auch bei *O. pumilio* (Kapitel 3) nachgewiesen werden, dass die Männchen bei Interaktionen mit anderen Männchen ihre dominante Frequenz erniedrigen. Möglicherweise spielen bestimmte Rufparameter bei der Einschätzung der kämpferischen Fähigkeiten von Rivalen eine Rolle (Davies & Halliday 1978, Wagner 1989). Da männliche Erdbeerfröschen, die besonders begehrte Territorien mit hoher Weibchendichte verteidigen, auch einen höheren Paarungserfolg aufwiesen (Pröhl & Berke 2001), könnte die von Pröhl (2003) gefundene Korrelation zwischen bestimmten Rufparametern und dem Paarungserfolg eines Männchens auf intrasexuelle Interaktionen zurückzuführen sein – vor allem dann, wenn Weibchen sich, wie in der vorliegenden Studie gezeigt, bevorzugt mit dem nächsten Männchen verpaaren.

Neben akustischen Merkmalen der Männchen könnten jedoch auch weitere Parameter wie beispielsweise von den Männchen verteidigte Ressourcen eine Rolle bei der Weibchenwahl spielen (zusammengefasst von Jennions & Petrie 1997, Ryan & Keddyhector 1992, Sullivan *et al.* 1995). Die Qualität der Eiablageplätze und die damit verbundene Qualität des vom Männchen verteidigten Territoriums sollte die Partnerwahl beeinflussen, wenn das zu verteidigende Gebiet einen Einfluss auf die Überlebensrate von Gelegen besitzt (Howard 1978a, Howard 1978b). Auch die Brutpflegeleistung einzelner Männchen kann einen entscheidenden Einfluss auf die Überlebensrate der Nachkommen haben und könnte somit als fitnessrelevanter Parameter die Weibchenwahl beeinflussen. Mit Ausnahme der Studie von Kluge (1981) an *Hyla rosenbergi* gibt es bei Amphibien jedoch bislang keine Hinweise darauf, dass Weibchen bessere Väter als Paarungspartner wählen. Auch bei *O. pumilio* konnte kein Zusammenhang zwischen der Brutpflegeleistung der Männchen oder der Qualität der Eiablageplätze und der Partnerwahl gefunden werden. Der einzige Parameter, den Weibchen zur Einschätzung der Brutpflegeleistung eines Männchens heranziehen können, ist die Überlebensrate der Gelege. Die Weibchen bevorzugten jedoch weder Männchen, die eine hohe Überlebensrate ihrer Gelege aufwiesen (Tab. 5) noch stellten Eiablageplätze (meist eingerollten Blätter von Bananen, Helikonien und Kautschukbäumen) innerhalb des Untersuchungsgebietes eine limitierte Ressource dar. Darüber hinaus resultierten im Jahr 2005 alle mit einem Männchen initiierten Paarungen in einer Eiablage mit diesem Männchen. Keines der beobachteten Weibchen lehnte ein Männchen ab, nachdem es zum Eiablageplatz geführt wurde. Lediglich in zwei Ausnahmefällen konnte im Jahre 2004 beobachtet werden, dass bereits verpaarte Weibchen das gewählte Männchen wieder verließen. Die Gründe für

dieses Verhalten lagen dabei jedoch entweder bei territorialen Auseinandersetzungen, in die das gewählte Männchen verstrickt wurde oder bei einer Überzahl an paarungsbereiten Weibchen pro Männchen. In letzterem Fall versuchten die Männchen stets alle versammelten Weibchen zur Eiablage zu führen, wodurch sich das Szenario einerseits verkomplizierte und andererseits stark in die Länge zog, so dass manche Weibchen begannen, das zweitnächste Männchen anzusteuern.

Auch eine Wahl des Paarungspartners auf Basis von larvalen Aufzuchthabitaten, wie beispielsweise Bananen oder Helikonien, findet bei *O. pumilio* nicht statt (eigene Beobachtungen, Pröhl & Berke 2001). Einerseits ist die Verteilung der Männchen mit der Verteilung der Weibchen und nicht mit der Verteilung der Larvalhabitate assoziiert. Andererseits werden die Kaulquappen meist zu Larvalhabitaten außerhalb des Territoriums des gewählten Männchens und manchmal sogar ins Territorium anderer Männchen transportiert. Männchen kontrollieren somit gegenüber Weibchen nicht den Zugang zu den Larvalhabitaten sondern erlauben den Weibchen, Larven fremder Männchen in ihrem Territorium unterzubringen.

Taktik der Partnerwahl

Meine Ergebnisse weisen darauf hin, dass *O. pumilio* -Weibchen bei der Partnersuche eine Taktik anwenden, bei der sie das nächste rufende Männchen als Paarungspartner wählen. Die Wahrscheinlichkeit, ein Männchen zu akzeptieren, war unabhängig von dessen Merkmalen (Tab. 5). Darüber hinaus verpaarten sich 85% aller untersuchten Weibchen (N = 15) am Tag der Eiablage mit dem ersten Männchen, dem sie begegneten und 86% aller Weibchen (N = 14) wählten ein Männchen als Paarungspartner, das bereits 60min vor Initiierung der Paarung der nächste Rufer war. Dass sich Weibchen oft mit dem nächsten Männchen verpaaren, konnte bereits bei einigen Anurenarten mit Lek-Paarungssystem gezeigt werden (Arak 1988, Grafe 1997, Murphy & Gerhardt 2002). Murphy & Gerhardt (2002) vermuteten, dass *Hyla gratiosa*- Weibchen – entgegen den auf sequentieller Suche basierenden theoretischen Modellen – eine simultane Suchtaktik anwenden. Die Weibchen bewegten sich zu einer Stelle, an der sie mehrere rufende Männchen simultan vergleichen konnten, wählten ein Männchen und näherten sich diesem auf direktem Weg an. Würden weibliche Erdbeerfrösche eine solche simultane Taktik anwenden, so könnte erklärt werden, warum sich die meisten Weibchen mit dem ersten Männchen, dem sie begegneten, verpaarten. Allerdings sollten die

Weibchen bei einem simultanen Vergleich der Männchen aus der Distanz heraus zumindest unter den beiden nächsten Rufern das beste im Hinblick auf bestimmte Merkmale wählen. Unsere Ergebnisse zeigten jedoch keine Präferenzen für männliche Merkmale, die mögliche Fitnessindikatoren darstellen (Tab. 5).

Obwohl die Weibchen während des Beobachtungszeitraumes zwischen zwei Eiablagen Kontakt zu 1 - 5 Männchen hatten, deuten unsere Ergebnisse, basierend auf den Verhaltensbeobachtungen der Weibchen in ihrer natürlichen Umgebung, darauf hin, dass sie mit der aktiven Partnerwahl erst unmittelbar (ca. 60 - 10min) vor Initiierung der Paarung begannen und ihr Kerngebiet verließen. In 7% bzw. 20% der Fälle hatten die Weibchen außerhalb der Paarung keinen Kontakt zu einem Männchen. Alle anderen Weibchen wiesen Kontakte zu Männchen auf, zeigten aber außerhalb der Paarung keinerlei zielgerichtete Bewegungen zu einem rufenden Männchen. Auch ein Beobachten der Männchen bei diesen Kontakten fand nicht statt. Alle Kontakte außerhalb der Paarung wurden durch die Männchen initiiert, wobei in einigen Fällen (N= 31) die Männchen erst zu rufen begannen, wenn sich das Weibchen in ihrer Nähe befand. Alle Kontakte außerhalb der Paarung basierten somit entweder auf einer Initiierung durch die Männchen oder auf einer zufälligen Begegnung der Weibchen (z.B. im Verlauf der Futtersuche). Auch Vorversuche der Playbackexperimente zeigten, dass nicht paarungsbereite Weibchen keinerlei positive Phonotaxis zeigten.

Die Akzeptanz des nächsten Rufers beruhte außerdem nicht darauf, dass sich das Weibchen bereits im Vorfeld in Richtung des präferierten Männchens bewegte. 82% der Weibchen verbrachten die Nacht vor der Eiablage innerhalb ihres Kerngebietes. Von den 2 Weibchen, die vor dem Eiablagetag nicht im Kerngebiet übernachteten, übernachtete ein Weibchen immer außerhalb ihres Kerngebietes und verschob seinen Schlafplatz auch in der Nacht vor der Eiablage nicht.

Selektive Phonotaxis gegenüber dem nächsten Rufer, könnte eine Taktik sein, um die Kosten der Partnerwahl zu reduzieren. Computersimulationen haben gezeigt, dass ansteigende Kosten zu einer Abnahme der Anzahl der Männchen, die von einem Weibchen besucht werden, führen können (Slagsvold & Dale 1991). Bei verschiedenen taxonomischen Gruppen gibt es starke Hinweise darauf, dass vor allem zeitliche Zwänge die optimale Weibchenwahltaktik beeinflussen (Alatalo *et al.* 1988, Backwell & Passmore 1996, Jennions & Petrie 1997, Real 1990, Sullivan 1990, Sullivan 1994). Paarungsbereite weibliche Anuren legen auch bei Abwesenheit eines Männchens Eier (Jennions & Petrie 1997, eigene Beobachtungen). Weibliche Erdbeerfröschen, die es nicht schafften, in einer bestimmten Zeit einen Paarungspartner zu finden, legten unbefruchtete Eier ab.

Des Weiteren kann indirekte Konkurrenz zwischen Weibchen um den Zugang zu Männchen, in dessen Folge Weibchen Gefahr laufen, keinen Paarungspartner zu finden, der Suche zeitliche Zwänge auferlegen (Arak 1988, Palokangas *et al.* 1992). Die Stärke dieser indirekten Konkurrenz zwischen Weibchen hängt vom adulten Geschlechterverhältnis ab. Das Risiko, keinen Paarungspartner zu finden, ist umso höher, je stärker das Geschlechterverhältnis in Richtung des wählenden Geschlechts verschoben ist (zusammengefasst von Jennions & Petrie 1997). Für Erdbeerfroschweibchen ist die Lokalisierung von Männchen nur möglich, wenn diese rufen. Während der vorliegenden Studie konnte gezeigt werden, dass Männchen unmittelbar vor, während und nach der Paarung für durchschnittlich 31min nicht rufaktiv und somit für weitere Weibchen nicht lokalisierbar sind. Darüber hinaus konnte beobachtet werden, dass viele Männchen hauptsächlich dann rufen, wenn sie Sichtkontakt zu einem Weibchen besitzen. Die Wahrscheinlichkeit, ein bestimmtes Männchen über größere Distanzen hinweg gezielt anlaufen zu können, ist somit nicht zuletzt durch das stark in Richtung der Weibchen verschobene Geschlechterverhältnis¹ ($>3♀:1♂$) in der untersuchten Population eingeschränkt. Im Gegensatz zu unseren Ergebnissen berichteten Pröhl und Hödl (1999) von intensiverer Partnersuche und Abbruch von bereits initiierten Paarungen durch die Weibchen einer Population mit einem Geschlechterverhältnis von 1:1. Die Partnersuchtaktik scheint somit eine flexible Taktik zu sein, welche vom vorherrschenden Geschlechterverhältnis abhängt. In Populationen mit einem in Richtung der Männchen verschobenen Geschlechterverhältnis bestehen für Weibchen mehr Möglichkeiten, wählerisch zu sein. Ist das Geschlechterverhältnis hingegen in Richtung der Weibchen verschoben, ist die Selektivität und Partnersuche reduziert (z.B. Jirotkul 1999).

Neben zeitlichen Kosten können auch energetische Limitierungen oder Prädation einen Einfluss auf die optimale Suchtaktik einer Art haben. Das Besuchen und Vergleichen von vielen Männchen könnte Energiereserven aufbrauchen, die ansonsten anderweitig in die Nachkommen investiert werden könnten. In einigen Studien konnte nachgewiesen werden, dass energetische Zwänge die Partnerwahl beeinflussen (Milinski & Bakker 1992). Auch zunehmendes Prädationsrisiko kann die Selektivität des wählenden Geschlechts reduzieren (z.B. Berglund 1993, Crowley *et al.* 1991, Endler & Houde 1995, Forsgren 1992, Godin &

¹ Das zu den Weibchen hin verschobene Geschlechterverhältnis scheint darauf zu beruhen, dass es im Untersuchungsgebiet eine sehr hohe Dichte an Kaulquappenhabitaten gab. Pröhl und Berke (2001) zeigten, dass die Verteilung der Weibchen mit der Verteilung von Kaulquappenhabitaten assoziiert war. Je mehr Kaulquappenhabitats in einem Gebiet vorkamen, umso größer die Dichte an Weibchen. Die Verteilung der Männchen wiederum richtete sich nach der Verteilung der Weibchen. Da die von Weibchen verteidigten Gebiete jedoch wesentlich kleiner waren als die der Männchen (Kapitel IV), gab es in ressourcenreichen Gebieten mit sehr vielen Kaulquappenhabitaten weniger Platz für männliche als für weibliche Reviere.

Briggs 1996, Houde & Endler 1990, Hubbell & Johnson 1987). Im Gegensatz zu anderen Anuren (Friedl & Klump 2005, Grafe 1997) scheint das Prädationsrisiko bei adulten Erdbeerfröschen zu gering, um einen wichtigen Einfluss auf die Partnerwahltaktik zu besitzen. Während der 2-jährigen Untersuchungsperiode konnte lediglich ein einziges Mal beobachtet werden, wie eine Natter (*Leptophis depressirostris*) erfolglos nach einem Erdbeerfröschen schnappte. Darüber hinaus betrug die Mortalitätsrate aller Männchen und Fokusweibchen im Verlauf von 12 Monaten 0%. Bezüglich energetischer Kosten der Weibchenwahl liegen bei *O. pumilio* keine fundierten Informationen vor. Es ist jedoch anzunehmen, dass das Zurücklegen größerer Distanzen an einen Anstieg der energetischen Ausgaben gekoppelt ist.

Weibliche *O. pumilio* verteidigen ihre Kerngebiete gegenüber eindringenden Weibchen äußerst aggressiv (Kapitel 4). Aufgrund des in Richtung der Weibchen verschobenen Geschlechterverhältnisses wäre mit erhöhten energetischen Ausgaben (siehe Real 1990), aber auch einem zunehmenden Verletzungsrisiko (Anhang VII) und Stress zu rechnen, wenn die Weibchen eine intensivere Partnerwahl betreiben würden.

Neben den Kosten intensiver Weibchenwahl beeinflusst auch der Nutzen die Ausprägungsstärke sowie Präzision einer Präferenz (Klump & Gerhardt 1987). Wenn der Nutzen, den die Weibchen in der untersuchten Population aus einer selektiveren Wahl ziehen würden, die damit verbundenen Kosten nicht überwiegt, sollten die Weibchen weniger selektiv sein (Parker 1983, Real 1990). Real (1990) zeigte in einem theoretischen Modell, dass die Selektivität der Weibchen bei größerer Variation zwischen den Männchen ansteigt, weil sich der Nutzen einer Paarung mit hochqualitativen Männchen erhöht. Wenn die Varianz zwischen den Männchen bezüglich ihrer Merkmale hingegen niedrig ist und die Kosten des Vergleichs von Paarungspartnern hoch sind (z.B. Grafe 1997), so sollte die Selektion Weibchen begünstigen, die sich mit dem nächsten Männchen paaren (Wells 2007). Bei *O. pumilio* war die Varianz zwischen den Männchen bezüglich der meisten Parameter gering. Hinzukommt, dass Männchen, die in der Lage sind, ein Territorium in einem Gebiet hoher Weibchendichte zu etablieren und langfristig zu verteidigen (Pröhl & Hödl 1999), auch ein gewisses qualitatives Niveau besitzen sollten. Männchen mit niedrigen Qualitäten werden bereits durch die starke intrasexuelle Konkurrenz zwischen Männchen eliminiert, so dass alle am Fortpflanzungsgeschehen beteiligten Männchen akzeptabel sein sollten (Wells 2007). Somit verpaaren sich Weibchen selbst bei einer Akzeptanz des nächsten Rufers mit qualitativ hochwertigen Männchen (Friedl & Klump 2005).

Bei einer Gelegegröße von durchschnittlich 5 - 6 Eiern und einer Gelegemortalitätsrate von 88% benötigen die Weibchen zwei Gelege, damit ein Ei das transportfähige Larvenstadium erreicht. Diese Tatsache sowie das Risiko des kompletten Gegeverlustes durch eventuelle Ablage unbefruchteter Eier und der wahrscheinlich geringe Nutzen intensiver Partnersuche basierend auf geringer Varianz zwischen qualitativ hochwertigen, territorialen Männchen unterstützen die Hypothese der Akzeptanz des nächsten Männchens als optimale Weibchenwahltaktik in der untersuchten Erdbeerfroschpopulation.

Kapitel 3

3. Auswirkungen intrasexueller Konkurrenz zwischen Männchen auf Territoriengrößen und bioakustische Kommunikationssignale beim Erdbeerfröschen (*Oophaga pumilio*)

Zusammenfassung

Territorialität ist bei vielen Arten ein Bestandteil des Fortpflanzungsverhaltens, wobei der Fortpflanzungserfolg territorialer Männchen meist durch den Zugang zu Weibchen limitiert ist. In der vorliegenden Studie sollte bei männlichen Erdbeerfröschen sowohl die relative Bedeutung von Weibchenverfügbarkeit und Eindringlingsdruck zur Regulation der Territoriengröße untersucht werden als auch die während territorialer Auseinandersetzungen eingesetzten akustischen Kommunikationssignale. Es konnte gezeigt werden, dass Männchen, in Gebieten mit hoher Weibchendichte kleinere Territorien verteidigten. Der Eindringlingsdruck korrelierte positiv mit der Territoriengröße. Unsere Ergebnisse deuteten einen Kompromiss zwischen den Kosten (durch Eindringlinge verursachter Druck) und dem Nutzen (hohe Dichte potentieller Paarungspartner) an. Nur Männchen mit guter Kondition waren in der Lage, kleine Territorien in qualitativ hochwertigen Gebieten zu verteidigen. Dies ist wahrscheinlich auf die besseren kämpferischen Fähigkeiten von Männchen mit guter Kondition zurückzuführen. Meine Ergebnisse zeigten, dass die Männchen während territorialer Interaktionen vor allem die dominante Frequenz ihrer Rufe absenkten. Diese Absenkung kann als ehrliches, die kämpferischen Fähigkeiten des Senders kodierendes Signal an den Empfänger gewertet werden, da nur Männchen mit guter Kondition in der Lage waren, sehr tiefe dominante Frequenzen zu erzeugen. Der in anderen Studien gefundene, nicht in Verbindung mit weiblichen Präferenzen stehende, negative Zusammenhang zwischen der dominanten Frequenz und dem Paarungserfolg eines Männchens scheint somit auf intrasexuelle Konkurrenz zurückzuführen zu sein.

Einleitung

Kaufmann (1983) definierte Territorialität als eine arealbezogene Dominanz, welche dem Territoriums inhaber den Zugang zu kritischen Ressourcen wie Nahrung, Brutplätzen oder Paarungspartnern sichert (zusammengefasst von Davies 1978, Pröhl 2005, Wells 2007). Territorialität konnte bei vielen Tiergruppen beobachtet werden (Alcock 2005, Davies 1991, Wells 2007).

Damit Territorialverhalten evolutiv stabil sein kann, muss jedoch der Nutzen eines Territoriums die Kosten der Verteidigung gegen Eindringlinge überwiegen (Brown 1964). Verschiedene Autoren haben die Ökonomie der Ressourcenverteidigung vor allem in Bezug auf die Territoriengröße untersucht und auch modelliert (zusammengefasst von Adams 2001). Die Modelle reflektieren einen Kompromiss zwischen dem Nutzen ansteigender Ressourcenverfügbarkeit und den größeren Kosten der Territoriumsverteidigung, welche mit einem Anstieg der Territoriengröße assoziiert sind. Die durch Eindringlinge verursachten Kosten hängen dabei von verschiedenen Faktoren ab: der Dichte der Konkurrenten (z.B. Booth & Visser 2003, Turpie 1995), der Rate, mit der Konkurrenten in das verteidigte Gebiet eindringen (Dill *et al.* 1981, Jablonski 1996) oder der Grad der Sichtbarkeit, der die Fähigkeit, Eindringlinge zu bemerken, beeinflussen kann (Watson & Moss 1972)

Die durch Eindringlinge verursachten Kosten sind vor allem Zeit- und Energiekosten sowie ein erhöhtes Prädationsrisiko, welche durch Patrouillieren, erhöhte Displayraten oder physischen Eskalationen (Kämpfe) entstehen (Jakobsson *et al.* 1995, Marler *et al.* 1995). Wenn die Kosten einer Eskalation hoch sind, kann es sich für die Kontrahenten auszahlen, Kommunikationssignale einzusetzen, um die Auseinandersetzung im Voraus zu entscheiden (Maynard Smith & Price 1973). Diese Kommunikationssignale werden meist genutzt, um die Kampffähigkeiten des Gegners bereits vor dem Kampf einzuschätzen (Davies & Halliday 1978, Robertson 1986a, Wagner 1992) und ermöglichen den Tieren somit, kostspielige und gefährliche Kämpfe zu vermeiden.

Durch eine Veränderung der Beziehung zwischen Signal und Kampffähigkeiten hat der Sender des Signals potentiell die Möglichkeit, die Verhaltensregeln des Empfängers durch die Produktion unehrlicher Signale auszunutzen. Dabei handelt es sich um Signale, die dem Empfänger eine höhere Kampffähigkeit übermitteln als der Sender tatsächlich besitzt (Dawkins & Krebs 1978, Maynard Smith & Parker 1976, Wiley 1983). Da die Verwendung unehrlicher Signale zur Einschätzung der kämpferischen Fähigkeiten die Fitness des

Empfängers reduzieren kann, ist „Bluffen“ als ein lediglich vereinzelt auftretendes Phänomen zu betrachten (Dawkins & Krebs 1978, Maynard Smith & Parker 1976, Wiley 1983).

Eine Modellgruppe zur Untersuchung territorialen Verhaltens und der Bedeutung von Kommunikationssignalen stellen Amphibien dar. Bei männlichen Anuren ist die Funktion von Territorien primär mit der Fortpflanzung assoziiert (zusammengefasst von Pröhl 2005, Wells 2007). Die Territoriengrößen sind relativ gering und die Positionen rufaktiver Tiere leicht zu bestimmen. Meist gewinnen größere Männchen Kämpfe um Rufplätze, Territorien oder Weibchen (Arak 1988, Davies & Halliday 1978, Robertson 1986a). Bei vielen Arten ist die dominante Frequenz aufgrund morphologischer Zwänge negativ mit der Körpergröße korreliert (zusammengefasst von Gerhardt & Huber 2002, Wells 2007). Basierend auf diesem Zusammenhang wird bei vielen Arten die dominante Frequenz zur Einschätzung der Körpergröße des Gegners genutzt (Bee *et al.* 1999, Davies & Halliday 1978, Robertson 1986b) und steht somit im Einklang mit der Hypothese zur Verwendung ehrlicher Signale bei der Einschätzung kämpferischer Fähigkeiten.

Ziel der vorliegenden Studie war es, das Territorialverhalten sowie die dabei eingesetzten akustischen Kommunikationssignale beim Erdbeerfröschchen (*Oophaga pumilio*) zu untersuchen. Es sollte vor allem der Nutzen von Territorien zur Sicherung des Zugangs zu Paarungspartnern und die damit assoziierten Kosten analysiert werden.

Sowohl männliche (Bunnell 1973, Pröhl 1997c, Pröhl & Hödl 1999) als auch weibliche (Kapitel 4) Erdbeerfröschchen sind territorial. Es konnte gezeigt werden, dass die Verteilung von Weibchen, welche bei dieser Anurenart den Hauptteil der Brutpflege leisten, an die Verteilung von Larvalhabitaten wie Bananen (*Musa* spp.) oder Helikonien (*Heliconia* spp.) gekoppelt ist (Kapitel IV, Pröhl & Berke 2001). Die Verteilung der Männchen hingegen ist eng mit der Verteilung der Weibchen assoziiert. Da die Ressourcenverfügbarkeit laut theoretischer Modelle die Größe des zu verteidigenden Gebietes beeinflusst (z.B. Brown 1964, Schoener 1983), testete ich den Zusammenhang zwischen der Größe männlicher Territorien und der Dichte anwesender Weibchen. Außerdem wurde untersucht, ob es einen Zusammenhang zwischen der Territoriumsgröße und der Körpergröße, dem Gewicht oder der Kondition eines Männchens oder dem durch Eindringlinge verursachten Druck gibt. Ich testete die Hypothese, dass sich mit steigender Territoriengröße auch die Kosten im Hinblick auf steigende territoriale Konflikte erhöhen.

Zimmermann (1990) unterschied bei *O. pumilio* zwischen vier verschiedenen Rufotypen: Anzeigerufe, Paarungsrufe, aggressive Rufe und Befreiungsrufe, welche alle als Modifikationen einen sogenannten „Buzz“-Rufes beschrieben wurden. Territorienbesitzer

wechseln dabei von Anzeigerufen zu aggressiven Rufen sobald ein anderes rufendes Männchen in ihr Territorium eindringt. Dabei wurde vor allem eine Reduktion der Ruftrate beschrieben (Bunnell 1973). Es liegen jedoch keinerlei Informationen über Modifikationen der Kommunikationssignale während territorialer Konflikte in Abhängigkeit bioakustischer Merkmale des Eindringlings vor. Während der vorliegenden Studie sollte mit Hilfe von Playbackexperimenten getestet werden, ob Männchen in Abhängigkeit von der Höhe der vorgespielten dominanten Frequenz ihre Rufe modifizieren, also auf Charakteristika potentieller intraspezifischer Konkurrenz reagieren. Zusätzlich sollte die Hypothese getestet werden, ob Männchen die während territorialer Interaktionen produzierte Frequenz zur Übermittlung kämpferischer Fähigkeiten nutzen.

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet

Die Feldarbeiten wurden in einem Tieflandregenwald im biologischen Reservat Hitoy Cerere (Provinz Limon, Costa Rica) von Anfang April bis Anfang August 2005 sowie im April 2008 durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet befand sich auf einer kleinen Insel zwischen dem Fluss Hitoy Cerere und einem nur zeitweise wasserführenden Seitenarm. Das Areal, das bis vor 20 Jahren von Einheimischen für den Bananananbau genutzt wurde, befindet sich in der Regeneration zum Sekundärwald und ist durch einen hohen Anteil an Helikonien (*Heliconia* spp.) und Bananen (*Musa* spp.) sowie krautigem Unterwuchs, Cyperaceae (z.B. *Carludovica rotundifolia*) und einigen wenigen laubabwerfenden Bäumen (z.B. Kautschuk-Baum (*Castilla elastica*)) charakterisiert. Weitere als Larvalhabitat nutzbare Pflanzen wie beispielsweise Bromelien (Bromeliaceae) waren nicht vorhanden. Bei der Wahl des Untersuchungsareals wurde auf eine möglichst hohe Individuendichte geachtet. Das 505m² große Untersuchungsgebiet wurde zu Beginn der Untersuchungen unter Verwendung von in Kopfhöhe verlaufenden Nylonschnüren in 1m² große Quadrate unterteilt, um die Kartierung des Gebietes und die Positionsbestimmung der Individuen zu ermöglichen.

Verhaltensbeobachtungen

Die Verhaltensbeobachtungen der Männchen (N = 13) wurden an 65 Tagen im Untersuchungszeitraum 2005 mittels „scan sampling“ und „one-zero-sampling“ (Martin & Bateson 1992) durchgeführt. Vor Beginn der Datenaufnahme wurden alle Männchen im Untersuchungsgebiet individuell markiert. Dabei wurden einerseits Fotos von allen Männchen gemacht, um individuelle Muster zur Wiedererkennung nutzen zu können. Andererseits wurden die Tiere mittels Zehenamputation (toe clipping) markiert – eine herkömmliche Methode, welche das Verhalten der Tiere nicht beeinflusst (Meuche & Grafe 2004, Pröhl 2002). Dabei wurde darauf geachtet, dass pro Gliedmaße nicht mehr als eine Phalangenspitze abgeschnitten wurde. Außerdem wurde der I. „Finger“ nicht markiert, um Beeinträchtigungen beim Klettern so gering wie möglich zu halten. Fotos allein reichen als Identifizierungsmethode nicht aus, da sich die individuellen Muster stark verändern können (Anhang VII). Die Tiere wurden unter Verwendung einer Präzisionswaage (Votcraft PS-250) mit einer Genauigkeit von $\pm 0,01$ g gewogen und mit Hilfe einer Schublehre vermessen (Kopfrumpf-Länge (KRL)).

Da die Rufaktivität der Tiere zwischen 7:00 und 10:00 Uhr morgens am höchsten ist und sowohl Paarungen als auch Eiablagen nur vormittags stattfinden (Pröhl 1997c), wurde das Verhalten aller Männchen im Untersuchungsgebiet von 6:00 bis 10:00 Uhr alle 5min protokolliert. Dabei wurden die Männchen nacheinander in der gleichen Reihenfolge und im gleichen zeitlichen Abstand abgelaufen. Neben der Position im Quadratsystems wurden auch Rufaktivität (ja/nein), Anzahl und wenn möglich Identität anwesender Weibchen (<50cm Distanz) sowie das Vorkommen von territorialen Interaktionen (als Maß für den Eindringlingsdruck) und Paarungsaktivität (ja/nein) protokolliert. Als Paarung wurde dabei eine Interaktion zwischen Männchen und Weibchen definiert, während der sich ein Weibchen einem rufenden Männchen annäherte und diesem zum Eiablageplatz folgte. Als territoriale Interaktion wurde gewertet, wenn der Territoriums inhaber mit Rufen auf ein eindringendes, rufendes Männchen reagierte, sich ihm schnell und zielgerichtet näherte, ihn ansprang oder mit ihm rang. Die beiden letztgenannten Verhaltensweisen wurden dabei als Kampf kategorisiert.

Zusätzlich zu den Verhaltensbeobachtungen wurden im Jahre 2005 sowie 2008 Rufaufnahmen der Männchen unter Verwendung eines Sony Professional Walkman (WM DC6) und einem Richtmikrofon (Fa. Sennheiser, MZA 14 P48) gemacht. Dabei wurde versucht, insgesamt pro Männchen 10 Aufnahmen von Anzeigerufen an verschiedenen Tagen

zu machen. Es wurde notiert, ob sich während der Rufaufnahme ein Weibchen in der Nähe des Männchens aufhielt. Darüber hinaus wurden Rufaufnahmen ad libitum im Kontext agonistischer Auseinandersetzungen zwischen Männchen gemacht. Alle Rufaufnahmen wurden am Vormittag durchgeführt. Im direkten Anschluss an jede Rufaufnahme wurde die Lufttemperatur in unmittelbarer Nähe des Männchens mittels eines Thermometers (Votcraft DT-8820 Environment Meter) mit einer Genauigkeit von $0,1^{\circ}\text{C}$ gemessen.

Datenanalyse

Kondition

Für alle Männchen wurde ein Konditionsindex (sensu Jakob *et al.* 1996, Murphy 1994) berechnet. Dieser wurde durch die Regression zwischen dem Gewicht aller Männchen und ihrer KRL ermittelt (Anhang V). Die Kondition eines Männchens wurde als Abweichung seines Gewichts von dem durch die Regression vorhergesagten Gewichts definiert (Residuen). Individuen mit schlechter Kondition besaßen somit negative Residuen und Individuen mit guter Kondition positive.

Territorien

Für jedes Männchen innerhalb des Untersuchungsgebietes wurden die Lage und Größe des Territoriums, das sich über 95% der Positionsdaten erstreckte, mittels der adaptiven Kernel Methode (Worton 1989) berechnet (siehe Kapitel 2) Um einen Zusammenhang zwischen der Territoriengröße und der Kondition, der Größe oder dem Gewicht des Männchens, der Weibchendichte in seinem Territorium, der Paarungsrate (Anzahl der Paarungen pro Tag), seiner Rufaktivität (Anzahl der 5min-Perioden, in denen das Männchen rief) sowie der Anzahl bemerkter und unbemerkter Eindringlinge aufzuklären, wurde jeweils ein Pearson Korrelationskoeffizient berechnet. Da die Männchen nur die Anzahl der Begegnungen mit Weibchen nutzen können, um die Weibchendichte eines Gebietes einzuschätzen, wurde die Weibchendichte als Weibchenbegegnungsrate (durchschnittliche Anzahl der Weibchenbegegnungen pro Tag) pro m^2 definiert. Da eigene Beobachtungen darauf schließen lassen, dass die Weibchen von den Männchen nicht individuell erkannt werden, wurden wiederholte Begegnungen mit ein und demselben Weibchen als neuer Kontakt gewertet, wenn zwischen beiden Begegnungen mindestens eine 5min-Periode ohne Kontakt lag.

Analyse der Rufe

Es wurden von sechs verschiedenen Männchen Anzeigerufe sowie territoriale Rufe mit Hilfe der Software Avisoft-SASLab Pro (Fa. Sprech, Berlin, Germany) bei einer Abtastrate von 44100Hz analysiert. Powerspektrogramme (hamming window, FFT-Länge: 256) wurden zur Bestimmung der dominanten Frequenz verwendet. Temporale Eigenschaften wurden mittels eines Oszillogramms ausgewertet. Zehn aufeinander folgende Rufe wurden pro Rufaufnahme bezüglich folgender Parameter ausgewertet (siehe Kapitel 2): Ruflänge [s], Anzahl der Pulse pro Ruf, Pulsrate [Pulse/ms], Rufrate [Rufe/s] und dominante Frequenz [Hz]. Für jeden der genannten Parameter wurde anschließend der Mittelwert aus den zehn Einzelrufen pro Rufaufnahme gebildet. Zusätzlich wurde der Duty Cycle [s/s] als Maß für den Anteil der Zeit, während der ein akustisches Signal produziert wird, berechnet (siehe Kapitel 2). Um eine auf unterschiedlicher Temperatur während der Rufaufnahmen beruhende Varianz bezüglich der einzelnen Rufparameter ausschließen zu können, wurden alle temperaturabhängigen Parameter (Anhang VI) der Anzeigerufe auf eine Temperatur von 24,4°C (mittlere Temperatur, bei der die Aufnahmen territorialer Rufe gemacht wurden) geeicht. Da die Stichprobengröße der Aufnahmen mit territorialen Rufen zu gering war, um Aussagen über die Temperaturabhängigkeit einzelner Parameter machen zu können, wurden diese Rufe nicht temperaturkorrigiert. In weitere Auswertungen gingen jedoch nur Aufnahmen ein, bei denen die herrschende Umgebungstemperatur weniger als 1°C von der oben genannten mittleren Temperatur, auf die die Anzeigerufe geeicht wurden, abwich. Die An- oder Abwesenheit eines Weibchens beeinflusste nachweislich die Ausprägung einzelner Parameter von Anzeigerufen (Anhang VI). Da sich bei den Aufnahmen territorialer Rufe keine Weibchen in der Nähe der Männchen aufhielten, gingen für den Vergleich der Anzeigerufe mit den territorialen Rufen ebenfalls nur Anzeigerufe ein, bei deren Aufnahme die Männchen keinen Sichtkontakt zu Weibchen hatten. Sowohl bezüglich der Anzeigerufe als auch bezüglich der Territorialrufe wurde pro Männchen und Rufparameter ein Mittelwert gebildet und unter Verwendung des gepaarten T-Tests miteinander verglichen. Soweit nicht anders vermerkt, werden jeweils der Mittelwert $\pm S_D$ angegeben.

Playbackexperimente

Durchführung

Zwischen dem 14. und 19. Mai 2006 wurden Playbackexperimente mit 10 territorialen Männchen während der höchsten Rufaktivität zwischen 7:00 und 10:00 Uhr durchgeführt (Pröhl 1997c). Aus den im Vorfeld der Experimente durchgeführten Rufaufnahmen wurde ein den Mittelwerten der Population (Pröhl 2003) entsprechender Ruf ausgewählt und mittels der Software Avisoft-SASLab Pro (Fa. Sprech, Berlin, Germany) nachgebaut (siehe Kapitel 2). Dieser nachgebaute Ruf wurde einmal mit 4,4KHz (Mittelwert der Population + $2x S_D$) und einmal mit 3,6 KHz (Mittelwert der Population - $2x S_D$) synthetisiert. Die Ruftrate von 6,5 Rufen/sek (Mittelwert der Population) wurde mit Hilfe der Software Goldwave (Goldwave Inc.) erzeugt und mit Hilfe einer Endlosschleife auf Sony UX-S Chrome Class Premium 60min –Kassetten überspielt.

Die Stimuli wurden sequentiell mittels eines feuchtigkeitsresistenten Breitbandlautsprechers (VISATON FRS 10 WP), der jeweils über einen Verstärker (Roadstar AM-311) sowohl mit einer 12V Motorradbatterie als auch mit einem Abspielgerät (Sony Professional Walkman WM-D6C) verbunden war, mit einem dem Mittelwert der Population entsprechenden Schallpegel von 70dB bei 50cm (I. Meuche unveröffentlichte Daten, Bee 2003) präsentiert. Der Schallpegel wurde mit Hilfe eines Schallpegelmessgerätes (RadioShack Soundlevelmeter (Genauigkeit: ± 2 dB bei 114dB) bestimmt. Der Lautsprecher wurde innerhalb des Territoriums des Männchens auf dem Boden aufgestellt und in einem Abstand von 75cm direkt auf das Männchen ausgerichtet.

Es wurden nur Männchen getestet, die während der Experimente weder ein Weibchen umwarben noch in territoriale Interaktionen mit anderen Weibchen verstrickt waren. Die Experimente begannen mit einer Prestimulusperiode, während der Rufaufnahmen vom Testmännchen gemacht wurden. Es folgten Stimulus- und Poststimulusperioden in gegenseitigem Wechsel (Abb. 1). Während der 30s andauernden Stimulusperiode wurde dem Männchen die zu testende Rufserie vorgespielt und das Verhalten des Männchens aufgenommen. Dabei wurde notiert, ob sich das Männchen an die Schallquelle angenähert hat und bis auf welche Distanz sowie ob es gerufen hat. Die Distanz wurde mittels einer ca. 37,5cm langen Skala auf einem auf dem Boden liegenden Brett bestimmt, auf welchem auch der Lautsprecher angebracht war (Abb. 2). Während der 30s dauernden Poststimulusperiode wurden Rufaufnahmen des Männchens gemacht und die eben beschriebenen

Verhaltensweisen protokolliert. Die Stimulus-Poststimulus-Zyklen wurden solange wiederholt, bis sich das Männchen auf 0-1cm an den Lautsprecher annäherte. Behielt das Männchen eine größere Distanz bei, wurden die Experimente nach 20min abgebrochen.

Wurde einem Männchen am ersten Tag die Rufserie mit der hohen Frequenz vorgespielt, so wurden an einem der folgenden Tage tieffrequente Rufe aus derselben Richtung präsentiert. Um für zeitliche Effekte kontrollieren zu können, wurde die Hälfte der Männchen zuerst auf die tiefe und später die hohe Frequenz getestet. Bei den anderen Männchen war die Reihenfolge umgekehrt. Nach jedem Experiment wurde die Temperatur bestimmt. Die Männchen wurden gefangen und mittels Zehenmarkierung identifiziert oder markiert, falls dieses neu war. Daten bezüglich der Größe und des Gewichts der Männchen stammen aus im Vorfeld (maximal 19 Tage vor Beginn der Playbackexperimente) durchgeführten Fangaktionen.

Auswertung der Playbackexperimente

Pro Männchen wurden für jede der während der Pre- und Poststimulusperioden aufgezeichneten Rufaufnahmen zehn aufeinander folgende Rufe mit Hilfe der Software Avisoft-SASLab Pro (Fa. Sprech, Berlin, Germany) bezüglich folgender Parameter ausgewertet: Ruflänge [s], Anzahl der Pulse pro Ruf, Pulsrate [Pulse/ms] und dominante Frequenz [Hz] sowie die Ruftrate [Rufe/s] ermittelt. Für jeden der genannten Parameter wurde anschließend der Mittelwert aus den zehn Einzelrufen pro Rufaufnahme gebildet. Ebenfalls berechnet wurde der Duty Cycle [s/s]. Die Mittelwerte der einzelnen Rufparameter wurden mit Hilfe des gepaarten T-Tests auf Unterschiede geprüft. Dabei wurde für beide Experimenttypen die Prestimulusperiode einerseits mit der ersten Poststimulusperiode (erste Poststimulusperiode, in der das jeweilige Männchen gerufen hat) und andererseits mit dem Mittelwert aller Poststimulusperioden verglichen. Um analysieren zu können, ob die Männchen in Abhängigkeit des angebotenen Stimulus (hohe oder tiefe Frequenz) unterschiedliche bioakustische Reaktionen aufwiesen, wurde pro Männchen und Experiment für jeden Parameter die Differenz zwischen der Prestimulusperiode und der ersten Poststimulusperiode sowie der Prestimulusperiode und dem Mittelwert aller Poststimulusperioden berechnet. Die erhaltenen Daten wurden im Anschluss unter Verwendung des gepaarten T-Tests auf Unterschiede geprüft. Eine Temperaturkorrektur der Rufe wurde nicht durchgeführt, da zwischen beiden Experimenttypen keine signifikanten

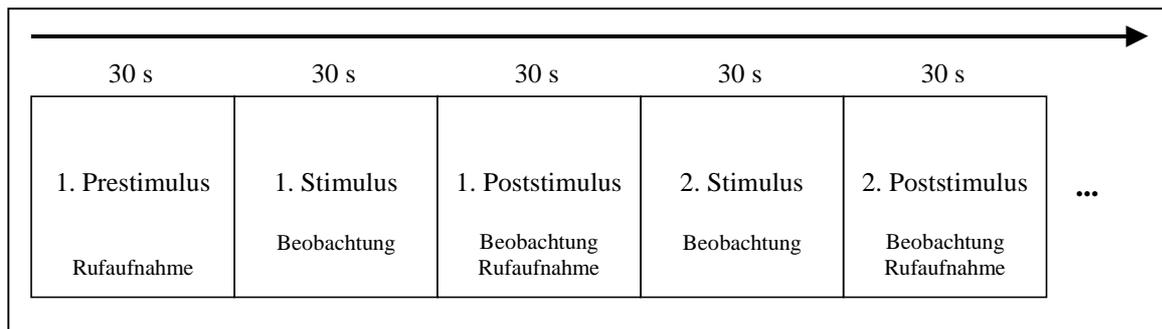


Abb. 1. Zeitlicher Ablauf der Stimulussequenzen während der Playbackexperimente mit 10 territorialen Männchen.

Unterschiede bezüglich der herrschenden Lufttemperaturen vorlagen (gepaarter T-Test: $t = -1,96$, $N = 10$, $p > 0,05$).

Um Informationen über die Fähigkeit der Männchen, während territorialer Interaktionen tiefe dominante Frequenzen erzeugen zu können, zu erhalten, wurde pro Männchen die tiefste während der Poststimulusperioden erzeugte dominante Frequenz ermittelt. Anschließend wurde jeweils ein Pearson Korrelationskoeffizient berechnet, um eventuell bestehende lineare Zusammenhänge zwischen der tiefsten produzierten Frequenz und der Größe, dem Gewicht oder der Kondition des Männchens sowie der herrschenden Lufttemperatur aufzuklären.

Ergebnisse

Territoriumgröße

Territoriengrößen der Männchen ($N = 13$) betragen zwischen $5,0$ und $34,85\text{m}^2$ und lagen im Mittel bei $14,86 \pm 8,4\text{m}^2$ (Anhang I). Die Männchen ($N = 12$) wiesen im Durchschnitt eine Größe von $23,92 \pm 0,88\text{mm}$, ein Gewicht von $1,04 \pm 0,08\text{g}$ und eine Kondition von $-0,03 \pm 0,08\text{g}$ auf. Während die Größe des Territoriums positiv mit der Größe (Spearman-Rangkorrelation: $R = 0,58$; $t = 2,25$; $N = 12$; $p < 0,05$) und negativ mit der Kondition (Spearman-Rangkorrelation: $R = -0,69$; $t = -2,98$; $N = 12$; $p = 0,01$) eines Männchens korreliert war, bestand kein Zusammenhang mit dessen Gewicht (Spearman-Rangkorrelation: $R = -0,20$; $t = -0,64$; $N = 12$; $p > 0,05$) (Abb. 3).

Die mittlere Rufaktivität betrug $11,3 \pm 4,35$ 5min-Perioden pro Tag. Männchen mit größeren Territorien wiesen die gleiche Rufaktivität auf wie Männchen mit kleineren



Abb. 2. A) Holzkonstruktion für die Durchführung der Playbackexperimente. Der Abstand zwischen dem Lautsprecher und dem Männchen zu Beginn der Experimente betrug 75cm. Der Abstand zwischen dem Lautsprecher und dem Ende des Brettes betrug 37,5cm. Die Markierungen auf dem Brett geben die Distanz zum Lautsprecher wieder. B) eine während der Playbackexperimente häufig zu beobachtende Verhaltensweise: Das Testmännchen nähert sich rufend der Schallquelle und springt diese schließlich an.

Territorien (Spearman-Rangkorrelation: $R = -0,24$; $t = -0,69$; $N = 10$; $p > 0,05$) (Abb. 3). Während die Territoriengröße ebenfalls keinen Zusammenhang mit der Anzahl der Paarungen pro Tag (Spearman-Rangkorrelation: $R = 0,10$; $t = 0,29$; $N = 10$; $p > 0,05$) aufwies, bestand eine signifikant negative Korrelation mit der Weibchendichte (Anzahl der Weibchenbegegnungen pro Tag und m^2) (Spearman-Rangkorrelation: $R = -0,94$; $t = -7,75$; $N = 10$; $p < 0,001$) (Abb. 3). Die Weibchenbegegnungsrate (Anzahl der Weibchen pro Tag) hingegen korrelierte nicht mit der Territoriengröße (Spearman-Rangkorrelation: $R = -0,29$; $t = -0,86$; $N = 10$; $p > 0,05$). Im Mittel paarten sich die Männchen $0,33 \pm 0,15$ mal pro Tag. Die Weibchenbegegnungsrate belief sich auf $1,89 \pm 0,77$ Weibchen pro Tag während die Weibchendichte $0,18 \pm 0,16$ Weibchen pro Tag und m^2 betrug. Die Anzahl der Paarungen und die Anzahl der Weibchenbegegnungen pro Tag wiesen einen signifikanten Zusammenhang auf (Spearman-Rangkorrelation: $R = 0,65$; $t = 2,43$; $N = 10$; $p < 0,05$).

Die Kosten territorialen Verhaltens variierten in Abhängigkeit von der Territoriengröße. Männchen mit größeren Territorien waren in mehr territoriale Interaktionen mit anderen Männchen (geregelt über Rufe oder Kämpfe) (Abb. 3; Spearman-Rangkorrelation: $R = 0,60$; $t = 2,47$; $N = 13$; $p < 0,05$) verwickelt. Die mittlere Anzahl aller territorialen Interaktionen pro Männchen betrug $1,15 \pm 1,46$, wobei $0,85 \pm 1,14$ Interaktionen zu Kämpfen eskalierten.

Reaktion auf Eindringlinge

Annäherung

Während der Experimente mit der tiefen Frequenz näherten sich 9 von 10 Männchen bereits während der ersten Stimulus-Poststimulusperiode der Schallquelle an. Ein Männchen begann erst, sich während der zweiten Stimulus-Poststimulusperiode anzunähern. Neun von 10 Männchen riefen dabei bereits während der ersten Stimulus-Poststimulusperiode. Im Verlauf der Experimente mit der hohen Frequenz näherten sich 8 von 10 Männchen bereits während der ersten Stimulus-Poststimulusperiode dem Lautsprecher an. Zwei Männchen begannen mit der Annäherung erst in der 9. bzw. 13. Stimulus-Poststimulusperiode. Acht von 10 Männchen riefen bereits während der ersten Stimulus-Poststimulusperiode. Bei 2 Männchen setzte die Rufaktivität erst in der 2. bzw. 6. Stimulus-Poststimulusperiode ein. Mit einer Ausnahme näherten sich alle Männchen, die erst während der zweiten oder späteren Stimulus-Poststimulusperiode zu rufen begann, jedoch trotz fehlender Rufaktivität zielgerichtet der

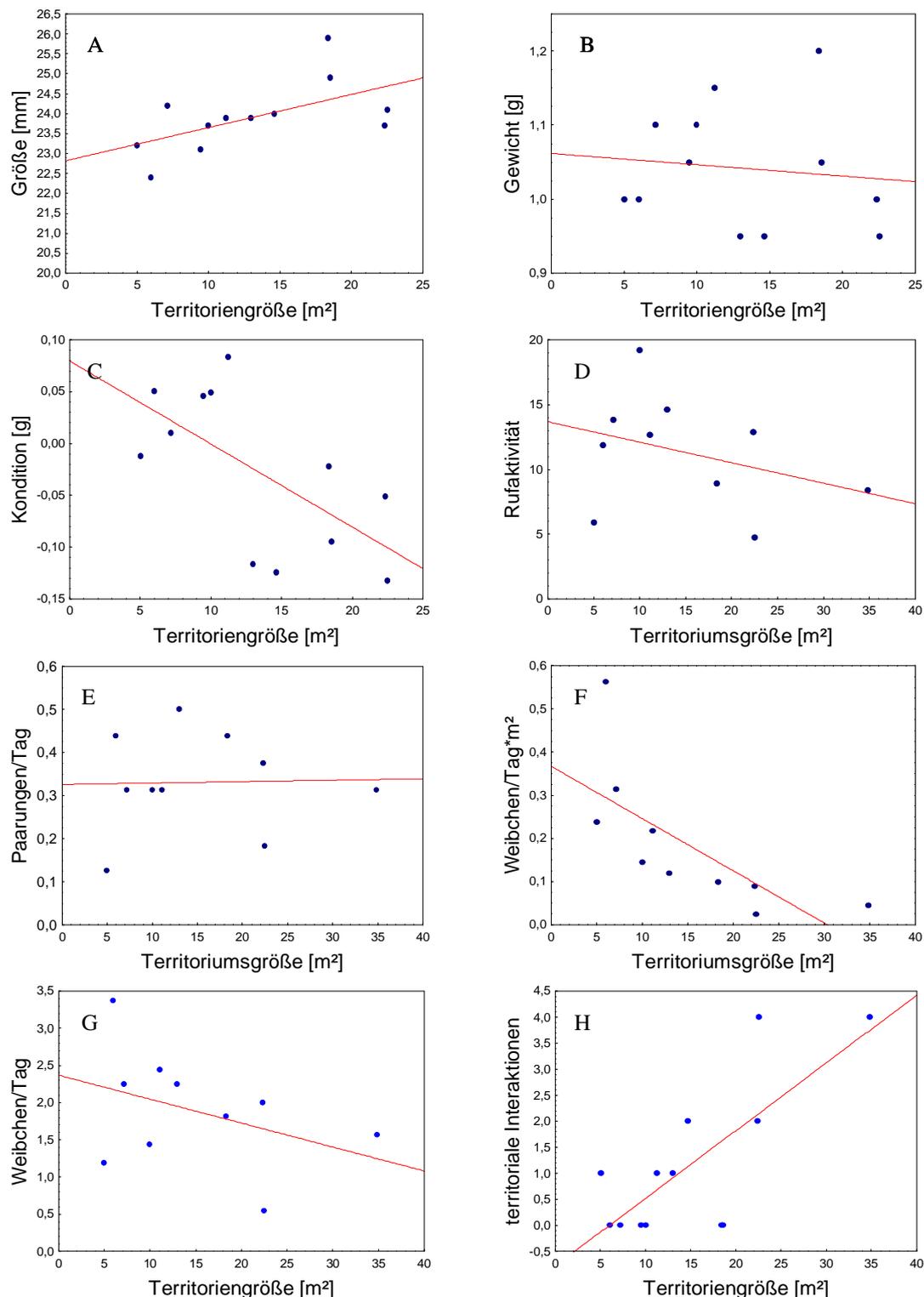


Abb. 3. Zusammenhang zwischen der Territoriengröße der Männchen (X-Achse) und A) der Größe, B) dem Gewicht, (C) der Kondition und D) der Rufaktivität der Männchen (Anzahl der 5min-Perioden, in denen die Männchen gerufen haben) sowie E) der Anzahl der Paarungen pro Tag, F) der Weibchendichte (Anzahl der Weibchenbegegnungen pro Tag und m²), G) der Weibchenbegegnungsrate (Anzahl der Weibchenbegegnungen pro Tag) und H) der Anzahl territorialer Interaktionen (akustisch oder physisch).

Schallquelle an. Die Zeit, die die Männchen benötigten, um sich auf 0 - 10cm Distanz zur Schallquelle anzunähern, unterschied sich zwischen beiden Experimenten nicht (gepaarter T-Test: $t = -1,08$, $N = 9$, $p > 0,05$). Während der Experimente mit der tiefen Frequenz hatten sich die Männchen im Schnitt nach $1,2 \pm 0,6$ min bis auf einen Radius von 0 - 10cm um den Lautsprecher herum angenähert. Während des Experimentes mit der hohen Frequenz befanden sich die Männchen im Mittel nach $2,2 \pm 2,8$ min innerhalb dieses Radius.

Modifikation der Rufe

Um herauszufinden, ob die Männchen bestimmte Rufparameter während territorialer Konflikte modifizierten, wurden sowohl Rufaufnahmen von miteinander interagierenden Männchen analysiert als auch Playbackexperimente durchgeführt. Der Vergleich zwischen den während territorialer Auseinandersetzungen mit anderen Männchen produzierten Rufen und Anzeigerufen von insgesamt 6 verschiedenen Männchen (Abb. 4) zeigte eine Tendenz in Richtung Erhöhung der Rufdauer von durchschnittlich $0,064 \pm 0,007$ s auf $0,072 \pm 0,004$ s und der Pulsanzahl von $15,81 \pm 4,46$ Pulsen auf $17,95 \pm 2,82$ Pulse während territorialer Interaktionen. Die Frequenz, die Rufrate und der Duty Cycle hingegen wurden bei allen Männchen im Vergleich zu den Anzeigerufen reduziert. Im Mittel wurde die Frequenz von $4085 \pm 148,0$ Hz auf $3820 \pm 229,6$ Hz, die Rufrate von $6,04 \pm 0,26$ Rufe/s auf $3,80 \pm 0,94$ Rufe/s und der Duty Cycle von $0,39 \pm 0,01$ s/s auf $0,29 \pm 0,08$ s/s reduziert. Die Pulsrate veränderte sich hingegen nicht. Die mittlere Pulsrate betrug bei den Anzeigerufen $0,24 \pm 0,05$ Pulse/ms und bei den Territorialrufen $0,25 \pm 0,04$ Pulse/ms. Ein Vergleich zwischen den Anzeigerufen und den Territorialrufen der sechs Männchen erbrachte für die Rufdauer, dominante Frequenz und Rufrate signifikante Unterschiede (Tab. 1).

Tab. 1. Ergebnisse des gepaarten T-Tests für den Vergleich verschiedener Rufparameter zwischen den Territorialrufen und den Anzeigerufen einzelner *O. pumilio* Männchen

	N	t	p
Rufdauer [s]	5	2,77	0,05
Pulsanzahl	5	2,37	0,08
Pulsrate [Pulse/ms]	5	1,29	0,27
Frequenz [Hz]	6	-3,55	0,02
Rufrate [Rufe/s]	5	-4,24	0,01
Duty Cycle [s/s]	4	-2,89	0,06

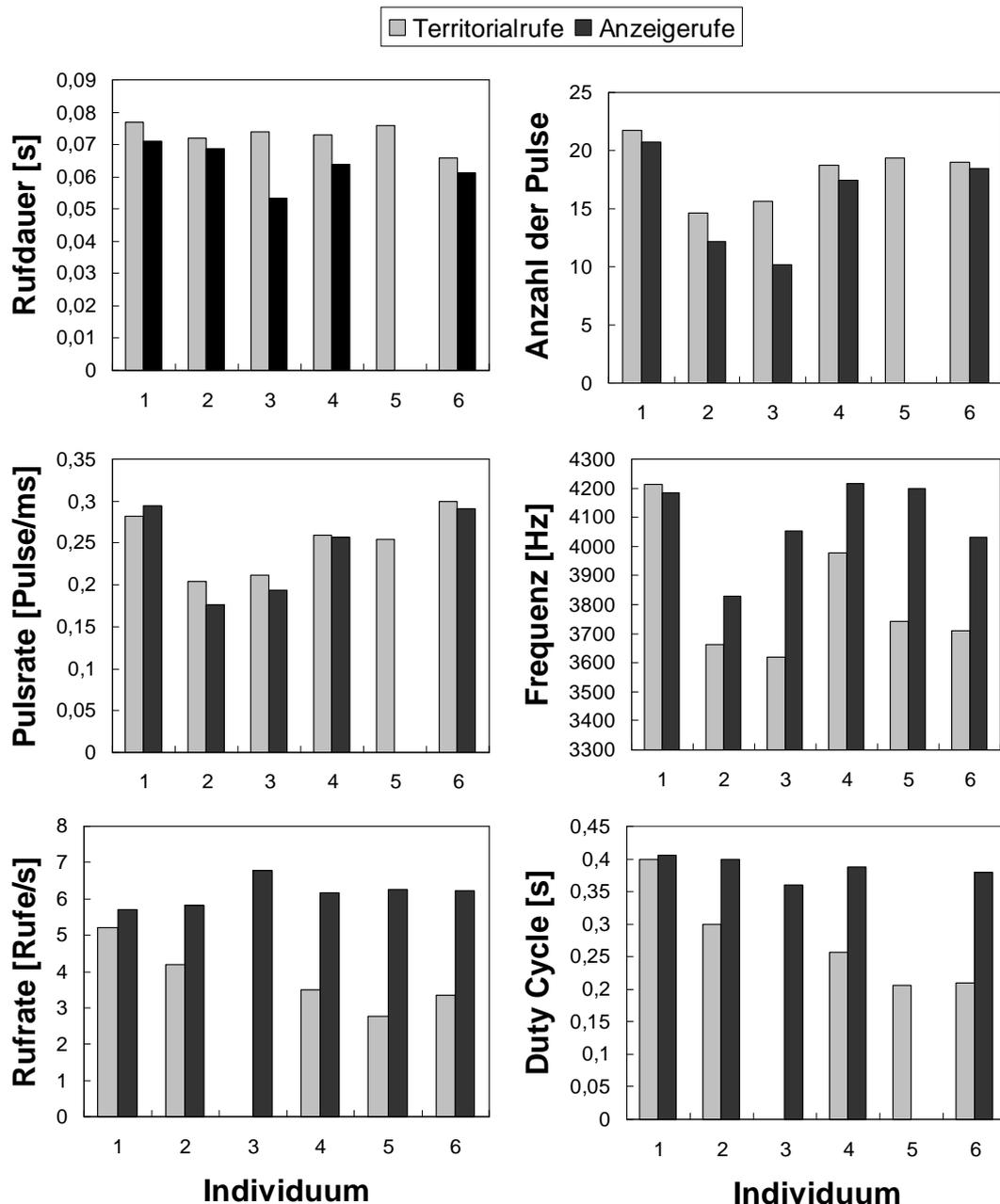


Abb. 4. Vergleich zwischen den Territorialrufen und Anzeigerufen sechs verschiedener Männchen bezüglich einzelner Rufparameter. Die Anzeigerufe aller sechs Individuen stellen den Mittelwert aus insgesamt zwei bis sieben Rufaufnahmen (20 - 70 Einzelrufe) pro Männchen dar. Es wurden nur Rufaufnahmen analysiert, bei denen die Männchen keinen Sichtkontakt zu Weibchen hatten. Die Territorialrufe entsprechen bei Individuum 1, 2, 4 und 6 einem Mittelwert aus zwei Rufaufnahmen (20 Einzelrufe), bei Individuum 3 einem Mittelwert aus einer Rufaufnahme (6 Einzelrufe) und bei Individuum 5 aus drei Rufaufnahmen (30 Einzelrufe). Die Rufrate und dementsprechend der Duty Cycle der Territorialrufe konnten bei Individuum 3 nicht ermittelt werden. Die Rufdauer, Anzahl der Pulse und Pulsrate der Anzeigerufe konnten bei Individuum 5 nicht ermittelt werden. Die Rufaufnahmen der Individuen 1 - 3 stammen aus dem Jahr 2005. Die Rufaufnahmen der Individuen 4 - 6 hingegen wurden im Jahre 2008 durchgeführt.

Um zu testen, ob die Männchen in Abhängigkeit von der in Playbackexperimenten präsentierten dominanten Frequenz ihre Rufe modifizieren, wurden Playbackexperimente durchgeführt. Die Auswertung ergab eine Erhöhung der Pulsrate sowie eine Reduktion der Ruftrate, der Frequenz bzw. des Duty Cycle in Abhängigkeit des präsentierten Stimulus (Abb. 5 und 6). Eine signifikante Erhöhung der Pulsrate konnte nur während der ersten Poststimulusperiode der Experimente mit der hohen Frequenz beobachtet werden. Während beim Präsentieren tieffrequenter Rufe die Männchen bereits während der 1. Poststimulusperiode eine signifikante Erniedrigung ihrer eigenen Frequenz zeigten, ließ sich beim Präsentieren hochfrequenter Rufe diese Erniedrigung erst im Mittel aller Poststimulusperioden erkennen. Die Differenz zwischen Prestimulusperiode und erster Poststimulusperiode einerseits sowie dem Mittelwert aller Poststimulusperioden andererseits unterschied sich zwischen beiden Experimenttypen jedoch nicht signifikant (Tab. 2 und 3).

Einschätzung kämpferischer Fähigkeiten

Um zu untersuchen, ob Männchen ihre dominante Frequenz als ehrliches Signal zur Übermittlung ihrer kämpferischen Fähigkeiten verwenden, wurden morphologische Merkmale der Männchen mit ihrer Fähigkeit, tieffrequente Rufe zu produzieren, korreliert. Zwischen der tiefsten von einem Männchen während der Experimente präsentierten dominanten Frequenz und dessen Gewicht (Spearman-Rangkorrelation: $R = -0,54$; $N = 7$; $p > 0,05$), Größe (Spearman-Rangkorrelation: $R = -0,34$; $N = 7$; $p > 0,05$) oder Kondition (Spearman-Rangkorrelation: $R = -0,54$; $N = 7$; $p > 0,05$) bestand kein signifikanter Zusammenhang. Wurden zur Erhöhung der Stichprobengröße Daten eingebracht, die aus den Rufaufnahmen während territorialer Konflikte mit anderen Männchen stammen, so zeigte sich jedoch ein signifikanter Zusammenhang mit der Kondition (Spearman-Rangkorrelation: $R = -0,67$; $N = 9$; $p < 0,05$) (Abb. 7). Bezüglich des Gewichtes zeichnete sich eine tendenziell negative Korrelation mit der niedrigsten gemessenen Frequenz (Pearson Korrelation: $R = -0,61$; $N = 9$; $p = 0,08$) ab. Ein Zusammenhang zwischen niedrigster Frequenz und Größe bestand jedoch nicht (Pearson Korrelation: $R = -0,12$; $N = 9$; $p > 0,05$).

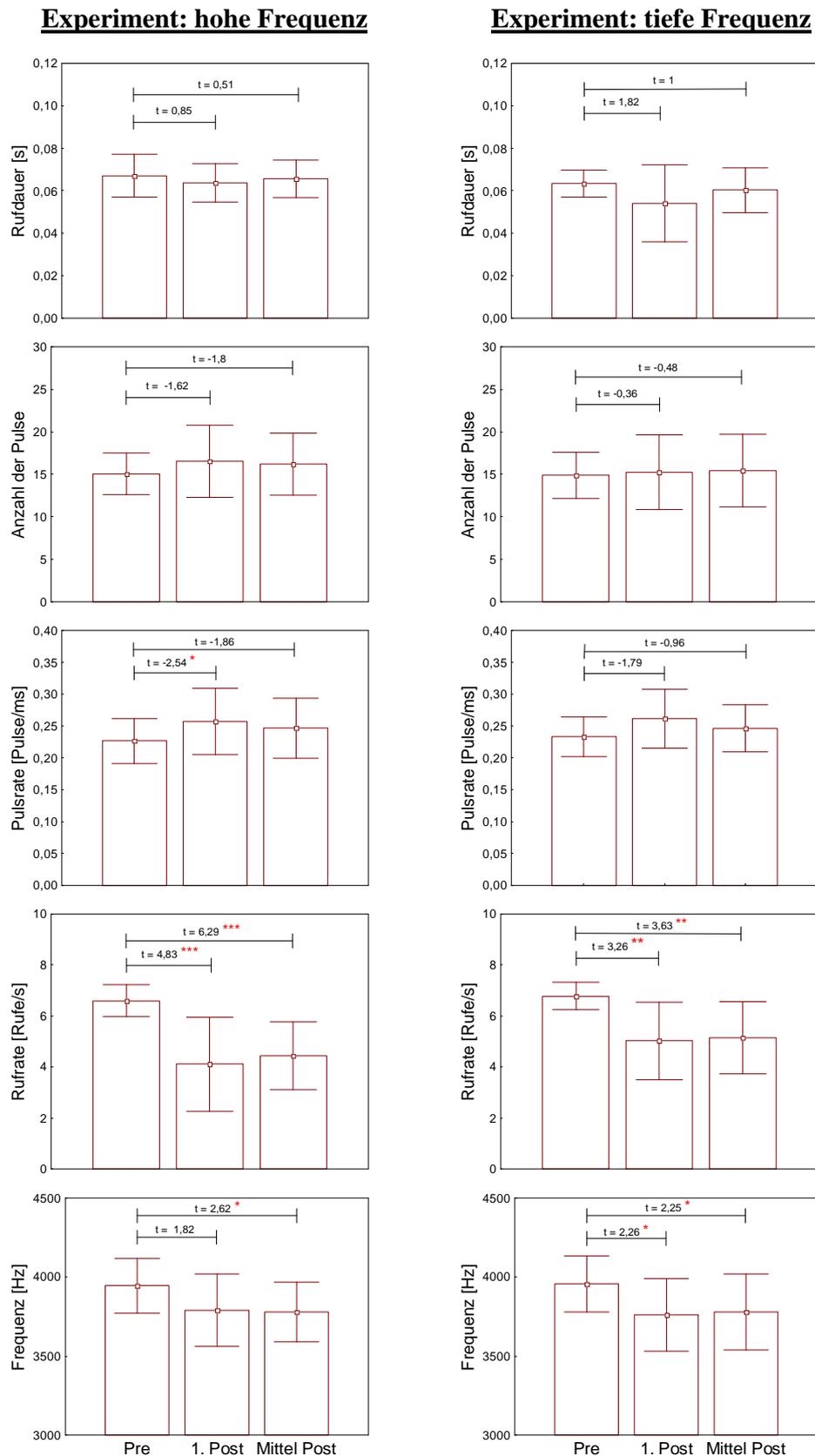


Abb. 5. Ergebnisse der Experimente mit der hohen und der tiefen Frequenz mit 10 Männchen. Dargestellt ist jeweils der Mittelwert \pm S_D der einzelnen Rufparameter für die Prestimulusperiode (Pre), die erste Poststimulusperiode (1. Post) sowie für den Mittelwert aller Poststimulusperioden (Mittel Post). Teststatistik: gepaarter T-Test; p < 0,05*; p < 0,01**, p < 0,001***.

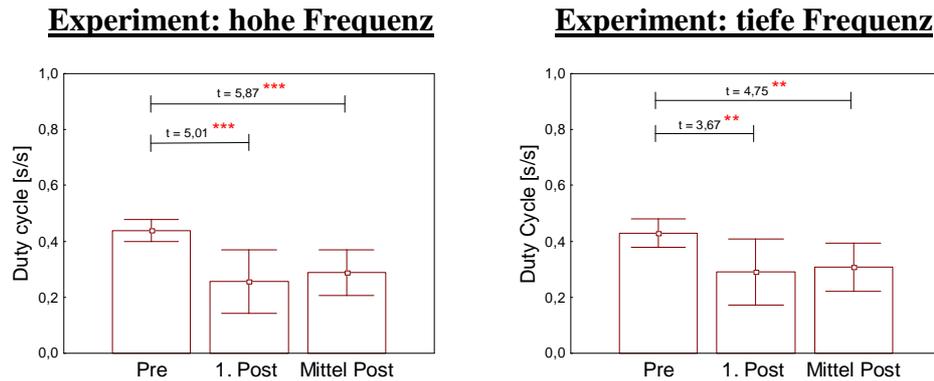


Abb. 6. Ergebnisse der Experimente mit der hohen und der tiefen Frequenz mit 10 Männchen. Dargestellt ist jeweils der Mittelwert $\pm S_D$ des Duty Cycle für die Prestimulusperiode (Pre), die erste Poststimulusperiode (1. Post) sowie für den Mittelwert aller Poststimulusperioden (Mittel Post). Teststatistik: gepaarter T-Test; $p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$; $p < 0,001^{***}$.

Tab. 2 Deskriptive Statistik zur Differenz zwischen Prestimulus- und erster Poststimulusperiode für beide Experimenttypen. Verwendeter Test für den Vergleich der einzelnen Rufparameter zwischen beiden Experimenten: gepaarter T-Test.

	Experiment: tiefe Frequenz		Experiment: hohe Frequenz		t	p
	N	Mittelwert $\pm S_D$	N	Mittelwert $\pm S_D$		
Ruflänge [s]	10	-0,01 \pm 0,02	10	-0,003 \pm 0,01	1,19	>0,05
Anzahl Pulse	10	0,4 \pm 3,49	10	1,5 \pm 2,93	1,15	>0,05
Pulsrate [Pulse/ms]	10	0,03 \pm 0,05	10	0,03 \pm 0,04	0,12	>0,05
Frequenz [Hz]	10	-196,62 \pm 274,58	10	-152,04 \pm 262,79	0,55	>0,05
Ruftrate [Rufe/s]	10	-1,75 \pm 1,70	10	-2,48 \pm 1,62	-1,28	>0,05
Duty Cycle [s/s]	10	-0,14 \pm 0,12	10	-0,18 \pm 0,11	-0,86	>0,05

Tab. 3 Deskriptive Statistik zur Differenz zwischen Prestimulusperiode und der Mittelwert aller Poststimulusperioden für beide Experimenttypen. Verwendeter Test für den Vergleich der einzelnen Rufparameter zwischen beiden Experimenten: gepaarter T-Test.

	Experiment: tiefe Frequenz		Experiment: hohe Frequenz		t	p
	N	Mittelwert $\pm S_D$	N	Mittelwert $\pm S_D$		
Ruflänge [s]	10	-0,003 \pm 0,01	10	-0,002 \pm 0,01	0,5	>0,05
Anzahl Pulse	10	0,56 \pm 3,67	10	1,18 \pm 2,08	0,65	>0,05
Pulsrate [Pulse/ms]	10	0,01 \pm 0,04	10	0,02 \pm 0,03	0,5	>0,05
Frequenz [Hz]	10	-178,44 \pm 250,53	10	-165,06 \pm 199,26	0,25	>0,05
Ruftrate [Rufe/s]	10	-1,63 \pm 1,42	10	-2,16 \pm 1,09	-1,31	>0,05
Duty Cycle [s/s]	10	-0,12 \pm 0,08	10	-0,15 \pm 0,08	-1,37	>0,05

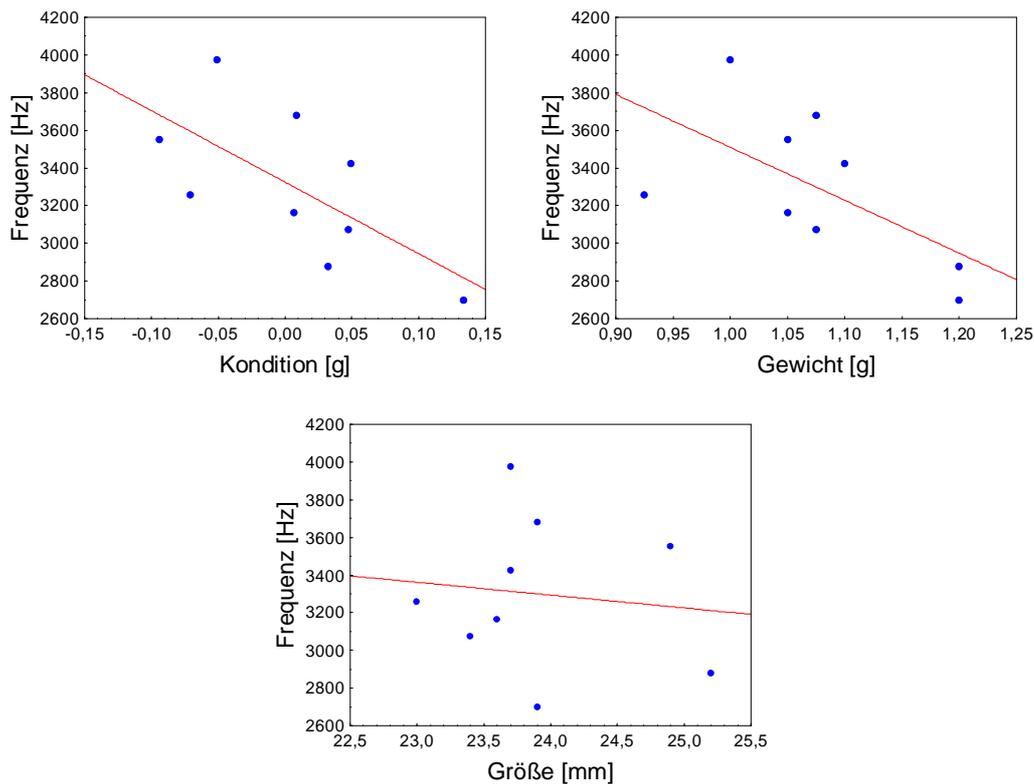


Abb. 7. Zusammenhang zwischen der tiefsten von einem Männchen während territorialer Interaktionen gemessenen dominanten Ruffrequenz und der Kondition, dem Gewicht oder der Größe (KRL) des Männchens.

Diskussion

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zeigen bei männlichen Erdbeerfröschen eine Abhängigkeit der Territoriengröße von der Dichte anwesender Weibchen, dem durch Eindringlinge verursachten Druck und der Kondition des Männchens. Eine entscheidende Bedeutung scheint dabei die dominante Ruffrequenz als Kommunikationssignal während territorialer Auseinandersetzungen zu haben.

Sowohl empirische Studien (z.B. Myers *et al.* 1979, Myers *et al.* 1981, Wronski & Plath 2006) als auch theoretische Modelle (z.B. Brown 1964, Hixon 1980, Schoener 1983), schlussfolgerten, dass die optimale Territoriengröße auf einem Kompromiss zwischen dem auf Ressourcen basierenden Nutzen und den Verteidigungskosten beruht. Da Pröhl und Berke (2001) zeigen konnten, dass die Verteilung männlicher Erdbeerfröschen an die Verteilung der Weibchen gekoppelt ist, betrachtete ich in der vorliegenden Studie die Weibchenbegegnungsrate als Nutzen und den durch Eindringlinge verursachten Druck als

Kosten der Territoriumsverteidigung. Meine Ergebnisse zeigten eine negative Korrelation zwischen der Territoriumsgröße eines Männchens und der Weibchendichte (Anzahl der Weibchenbegegnungen pro Tag und m^2). Die Weibchenbegegnungsrate (Anzahl der Weibchenbegegnungen pro Tag) hingegen war unabhängig von der Territoriengröße des Männchens. Da der Paarungserfolg eines Männchens stark mit der Weibchenbegegnungsrate korrelierte, ist anzunehmen, dass Männchen in Arealen geringer Weibchendichte durch eine Vergrößerung des Territoriums versuchten, dieses Weibchendefizit auszugleichen. Basierend auf der Größe ihres Territoriums wiesen sie trotz geringerer Weibchendichte eine ähnliche Weibchenbegegnungsrate und einen ähnlichen Paarungserfolg auf wie Männchen mit Territorien in qualitativ hochwertigeren Arealen.

In Habitaten mit unregelmäßiger Verteilung von Ressourcen benötigen Männchen in qualitativ hochwertigen Arealen kleinere Territorien (Calsbeek & Sinervo 2002). Weibliche Erdbeerfrösche stellten eine unregelmäßig verteilte Ressource dar. Die Verteilung der Weibchen ist eng mit als Larvalhabitate genutzten Pflanzen assoziiert (Kapitel 4, Pröhl & Berke 2001). Gebiete mit hoher Weibchendichte stellten für männliche Erdbeerfrösche aufgrund der durch Akzeptanz des nächsten Männchens gekennzeichneten Partnerwahl der Weibchen (Kapitel 2) besonders begehrte Areale dar. Kämpfe und Territoriumsübernahmen durch Eindringlinge fanden vor allem in Gebieten mit hoher Weibchendichte statt (Pröhl & Berke 2001). Ich konnte zeigen, dass sich der durch Eindringlinge verursachte Druck auf Territoriums inhaber mit zunehmender Territoriengröße erhöhte. Basierend auf der stärkeren intrasexuellen Konkurrenz zwischen Männchen in qualitativ hochwertigeren Gebieten mit höherer Weibchendichte konnte in der vorliegenden Studie in Übereinstimmung mit theoretischen Modellen (z.B. Schoener 1983) eine verringerte Territoriengröße beobachtet werden. Die Territoriengrößen der Männchen stellten somit einen Kompromiss zwischen einem auf erhöhter Weibchendichte basierenden größeren Paarungserfolg und dem in begehrten, qualitativ hochwertigen Gebieten herrschenden erhöhten Eindringlingsdruck dar.

Hirata und Seno (1997) schlussfolgerten anhand einer Reihe modellierter Territorien, dass sich Tiere in einem variablen Habitat so verteilen, dass Individuen mit höheren Kampffähigkeiten die qualitativ hochwertigsten Gebieten besetzen. Meine Ergebnisse zeigen, dass sich Männchen mit kleinen Territorien in den Arealen hoher Weibchendichte in einer besseren Kondition befanden als Inhaber großer Territorien in Gebieten geringer Weibchendichte. Die kämpferischen Fähigkeiten und die Motivation des Gegners werden bei vielen Arten während territorialer Interaktionen abgeschätzt. Auftretende Asymmetrien in diesen Merkmalen beeinflussen die Persistenz und Intensität der Aggression

(zusammengefasst von Adams 2001). Bei Anuren ist die Verwendung der dominanten Frequenz der Rufe zur Einschätzung der Kampffähigkeiten weit verbreitet (Bee *et al.* 1999, Davies & Halliday 1978, Robertson 1986b). Die Signalempfänger nutzen die mit der dominanten Frequenz assoziierte Information: sie attackieren den Sender des Signals als Antwort auf Rufe kleinerer Männchen und ziehen sich bei Konfrontation mit Rufen größerer Männchen zurück.

In Übereinstimmung mit Studien an anderen Anuren (zusammengefasst von Wells 2007) zeigten die Ergebnisse der Verhaltensbeobachtungen territorialer Konflikte im Freiland sowie die Ergebnisse der Playbackexperimente, dass männliche Erdbeerfrösche ihre dominante Frequenz reduzierten. Die während der Experimente getesteten Männchen reduzierten während des simulierten Eindringens eines mit tiefer Frequenz rufenden Männchens ihre eigene Ruffrequenz sofort. Wurden Rufe mit höherer Frequenz präsentiert, reduzierten die Männchen im weiteren Verlauf des Experimentes ihre Frequenz ebenfalls. Die Frequenz des ersten Poststimulus unterschied sich jedoch nicht signifikant vom Ruf des Männchens vor dem Experiment. Eindringlinge mit tiefer Ruffrequenz schienen im ersten Moment für Territoriums inhaber eine potentiell größere Gefahr darzustellen. Letztlich jedoch stellten auch nicht zurückweichende hochfrequent rufende Eindringlinge ein Risiko dar. Die Frequenzreduktion der Männchen betrug dabei im Einzelfall bis zu 644Hz während des Vorspielens von Rufen mit tiefer dominanter Frequenz und bis zu 443Hz als Reaktion auf Rufe mit hoher Frequenz. Somit reduzierten die Männchen ihre Frequenz um bis zu 50% des in der Population gemessenen Frequenzbereichs (Unterschied zwischen niedrigster und höchster gemessener Frequenz) von Anzeigerufen. Diese Ergebnisse zeigen, dass die Männchen während territorialer Interaktionen in der Lage sind, ihre dominante Frequenz drastisch zu reduzieren – vermutlich um eine höhere Kampffähigkeit zu übermitteln.

Die Tatsache, dass es während territorialer Interaktionen zu Frequenzveränderungen der Rufe kommt, ist jedoch noch kein Beleg für „Bluffen“. Wenn die niedrigste Frequenz, die ein Männchen produzieren kann, bestimmte morphologische Merkmale codiert und Gegner diese morphologischen Merkmale anhand der Frequenz beurteilen, kann die dominante Frequenz trotzdem ein ehrliches Signal für die Übermittlung von Kampffähigkeiten sein. Meine Ergebnisse unterstützen diese Hypothese. Die niedrigste während der Experimente gemessene Frequenz eines Männchens war mit dessen Kondition negativ korreliert. Dies weist darauf hin, dass die während territorialer Konflikte reduzierte dominante Frequenz ein ehrliches Signal für die Übermittlung der Kampffähigkeiten eines Männchens sein könnte. Über den Einfluss der Kondition auf den Erfolg beim Kampf liegen jedoch bislang keine detaillierten

Informationen vor. Während des Untersuchungszeitraumes fanden keine Territoriumsübernahmen durch fremde oder benachbarte Männchen statt. Pröhl (unveröffentlichte Daten) hingegen konnte bei einer früheren Studie in derselben Population eine Territoriumsübernahme beobachten, bei der der vertriebene frühere Territoriums inhaber dem eindringenden Männchen sowohl an Größe und Gewicht als auch an Kondition unterlegen war. Weitere Untersuchungen sind nötig, um zu überprüfen, ob Männchen mit höherer Kondition (und der Fähigkeit tieffrequente Rufe zu produzieren) tatsächlich höhere Kampffähigkeiten aufweisen.

Der negative Zusammenhang zwischen Kondition und der niedrigsten gemessenen Frequenz könnte auch ein Indiz dafür sein, dass die Produktion tieffrequenter Rufe energetisch kostspielig und Männchen in guter Kondition vorbehalten ist. Auch die Tatsache, dass die Anzeigerufe der Männchen eine höhere Ruffrequenz aufweisen, deutet auf mit der Produktion tieffrequenter Rufe assoziierte Kosten. Da Weibchen das nächste Männchen als Paarungspartner wählen (Kapitel 2), können sich die Männchen die Energie sparen und tieffrequente Rufe nur während territorialer Interaktionen produzieren, um eine Eskalation zu verhindern und den Kampf bereits im Vorfeld für sich zu entscheiden. Um genaue Aussagen treffen zu können, bedürfen die der Produktion tiefer Frequenzen zugrundeliegenden morphologischen und physiologischen Prozesse jedoch weiterer detaillierter Studien.

In Übereinstimmung mit der Untersuchung von Bunnell (1973) zeigten auch meine Ergebnisse eine Reduktion der Rufrate sowie des damit assoziierten Duty Cycles. Bei vielen Anuren konnte nachgewiesen werden, dass mit zunehmender Rufrate auch die energetischen Kosten ansteigen (zusammengefasst von Gerhardt & Huber 2002, Wells 2007). Eine mögliche Erklärung für die verringerte Rufrate während territorialer Konflikte könnte bei *O. pumilio* eine Reduktion energetischer Ausgaben sein. Ebenso könnte eine Reduktion der Rufrate das Resultat tiefer dominanter Frequenzen sein, zu deren Produktion bei einigen Arten die Rate des Luftflusses über die Stimmbänder reduziert zu werden scheint (Wells 2007). Am wahrscheinlichsten ist jedoch, dass die reduzierte Rufrate auf der erhöhten lokomotorischen Aktivität der Tiere basiert. Während des simulierten Eindringens eines fremden Rufers bewegten sich die Territoriums inhaber meist zielgerichtet auf die Schallquelle zu. Eigene Beobachtungen zeigten, dass die Tiere während lokomotorischer Aktivitäten das Rufen einstellten. Somit scheint vor allem die Frequenz und nicht die Rufrate während territorialer Interaktionen eine wichtige Signalfunktion gegenüber dem Empfänger zu erfüllen.

Zusammenfassend zeigen meine Ergebnisse, dass die Größen männlicher Territorien bei *O. pumilio* durch einen Kompromiss zwischen einem mit hoher Weibchendichte assoziierten

erhöhten Paarungserfolg und den durch Eindringlinge verursachten Kosten bestimmt wurden. Männchen mit guter Kondition können kleinere Territorien in begehrten, qualitativ hochwertigen Gebieten hoher Weibchendichte etablieren. Dies ist wahrscheinlich auf die besseren kämpferischen Fähigkeiten von Männchen mit guter Kondition zurückzuführen, welche diese Fähigkeiten während territorialer Konflikte in einer tiefen dominanten Frequenz kodieren.

Kapitel 4

4. Ursachen und Konsequenzen weiblicher Aggressivität beim Erdbeerfröschchen (*Oophaga pumilio*)

Zusammenfassung

Verteidigung von individuellen Territorien über einen langen Zeitraum durch Männchen und/oder Weibchen wurde bei allen untersuchten Fröschen der Familie Dendrobatidae nachgewiesen. Bisherige Untersuchungen des Territorialverhaltens von Erdbeerfröschchen beschränkten sich jedoch auf die Männchen. Obwohl aggressive Interaktionen zwischen Weibchen bereits in einer Population beobachtet werden konnten, fehlten detaillierte Informationen über die Ursachen und Konsequenzen dieses Verhaltens. In der vorliegenden Studie konnte erstmals gezeigt werden, dass auch weibliche Erdbeerfröschchen individuelle Territorien gegenüber anderen Weibchen verteidigen. Meine Beobachtungen deuten daraufhin, dass die territoriale Verteidigung bei Weibchen der Monopolisierung von Nahrung dient. Mögliche Konsequenzen territorialen Verhaltens bei weiblichen Erdbeerfröschchen werden diskutiert.

Einleitung

Territorialität ist ein Phänomen, bei dem ein bestimmtes Areal gegen Eindringlinge verteidigt wird (Kaufmann 1983). Territorien versorgen den Inhaber mit kritischen Ressourcen wie Paarungspartnern (Wells 1977), Brutplätzen, Versteckplätzen, Nahrung und Wasser (zusammengefasst von Davies 1978, Pröhl 2005). Die Verteidigung dieser Ressourcen ist jedoch sowohl mit einem erhöhten Verletzungs- und Prädationsrisiko (Carpenter & McMillen 1976) verbunden als auch mit hohen Energie- und Zeitkosten. Bei Arten, bei denen die Verteidigung des Territoriums an Testosteron gekoppelt ist, können die erhöhten Konzentrationen dieses Hormons zu einer Verringerung der Brutpflege oder Reduktion von Immunfunktionen führen (Alcock 2005). Damit territoriales Verhalten evolvieren kann, sollten die entsprechenden Ressourcen einerseits zeitlich oder räumlich limitiert sein (Alcock 2005, Wilson 1975). Andererseits muss der Nutzen die Kosten der Territoriumsverteidigung im Sinne eines Fitnessnettogewinns überwiegen (Brown 1964).

Territorialverhalten ist in den verschiedensten taxonomischen Gruppen verbreitet (zusammengefasst von Alcock 2005). Dabei reicht die territoriale Verteidigung in ihrer Komplexität von kolonialer (Johnson *et al.* 1987) zu individueller Verteidigung von Ressourcen. Während die meisten Arten ihre Territorien nur gegenüber Artgenossen verteidigen, konnte zwischenartliche Territorialität unter relativ nah verwandten, die selben Ressourcen nutzenden Arten, nur in seltenen Fällen (Hairston 1980) nachgewiesen werden.

Die primäre Funktion territorialen Verhaltens bei Männchen ist an die Fortpflanzung gekoppelt, während viele Weibchen vor allem Nahrung monopolisieren. Da Nahrungsressourcen nicht nur das Überleben der Weibchen beeinflussen, sondern auch direkt die Anzahl der Eier, die produziert werden können, sollte die territoriale Verteidigung von Nahrung bei Weibchen stärker verbreitet sein (Kaitala 1987, Rowe & Scudder 1990). Bei einigen bislang untersuchten Pfeilgiftfroscharten konnte Aggressivität zwischen Weibchen bereits nachgewiesen werden. Bei den meisten dieser Arten verteidigen die Weibchen als Feuchtigkeitsspender oder Larvalhabitat dienende Wasseransammlungen, Nahrung oder Versteckplätze (Pröhl 2005). Haase und Pröhl (2002) konnten beobachten, dass sich auch weibliche Erdbeerfröschen aggressiv gegenüber anderen Weibchen verhielten. Es gelang ihnen jedoch nicht, die Ursachen weiblicher Aggressivität bei dieser Art zu identifizieren. In der vorliegenden Studie sollten deshalb die Ursachen dieses Verhaltens untersucht werden. Dabei sollte zunächst einmal geklärt werden, ob *O. pumilio* –Weibchen eine arealbezogene Dominanz zeigen. Ich untersuchte außerdem, ob dieses Verhalten auf der Verteidigung bzw.

Monopolisierung von Paarungspartnern, Eiablageplätzen, Larvalhabitaten, Schlafplätzen oder Nahrung beruht.

Methoden

Untersuchungsobjekt

Das Erdbeerfröschen gehört zur Familie der Dendrobatidae und kommt in den Tieflandregenwäldern vom südlichen Nicaragua bis Panama vor. Seine Tagaktivität und die aus Ameisen und Milben (Donnelly 1991) bestehende Nahrung sind mit der Produktion von lipophilen Hautgiften und aposematischer (meist rot) Färbung korreliert. Männchen behalten ihre Territorien über mehrere Monate oder Jahre bei ((Bunnell 1973, Pröhl 1997c, Pröhl & Hödl 1999) und verteidigen diese gegen eindringende Männchen sowohl akustisch als auch physisch. Die Ökologie und das Fortpflanzungsverhalten der Männchen sind bereits gut untersucht (Baugh & Forester 1994, Bee 2003, Bunnell 1973, Forester *et al.* 1993, Gardner & Graves 2005, Pröhl 1997b, Pröhl 1997c, Pröhl 2002, Pröhl 2003, Pröhl & Berke 2001, Pröhl & Hödl 1999). Beide Geschlechter sind polygam (Pröhl 2002, Pröhl & Hödl 1999). Während der Paarung führt das Männchen das Weibchen zu einem geeigneten Eiablageplatz in der Blattstreu. Nach der Eiablage (keine Amplexusbildung) kehrt das Männchen in regelmäßigen Abständen zum Gelege zurück und bewässert die Eier. Die Weibchen übernehmen jedoch den Hauptteil der Brutpflege. Sie transportieren die nach 10 - 12 Tagen geschlüpften Kaulquappen einzeln zu kleinen Wasserkörpern (z.B. Blattachseln von Bananen und Helikonien) (Pröhl 2002) und füttern sie bis zum Erreichen der Metamorphose (nach 6 - 8 Wochen) mit unbefruchteten Nähreiern (Limerick 1980, Pröhl & Hödl 1999, Weygoldt 1980, Weygoldt 1987).

Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden in einem Tieflandregenwald im biologischen Reservat Hitoy Cerere (Provinz Limon, Costa Rica) von April bis August 2005 durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet befand sich ca. 500m von der Feldstation entfernt auf einer kleinen Insel zwischen dem Hitoy Cerere und einem nur zeitweise wasserführenden Seitenarm dieses Flusses. Das Areal, dass bis vor 20 Jahren von Einheimischen für den Bananenbau genutzt

wurde, befindet sich in der Regeneration zum Sekundärwald und ist durch einen hohen Anteil an Helikonien (*Heliconia* spp.) und Bananen (*Musa* spp.) sowie krautigem Unterwuchs, Cyclanthaceae (z.B. *Carludovica rotundifolia*) und einigen wenigen laubabwerfenden Bäumen (z.B. Kautschuk-Baum (*Castilla elastica*)) charakterisiert. Weitere als Larvalhabitat nutzbare Pflanzen wie beispielsweise Bromelien (Bromeliaceae) waren nicht vorhanden. Bei der Wahl des Untersuchungsareals wurde auf eine möglichst hohe Individuendichte geachtet. Das 505m² große Untersuchungsgebiet wurde zu Beginn der Untersuchungen unter Verwendung von in Kopfhöhe verlaufenden Nylonschnüren in 1m² große Quadrate unterteilt, um die Kartierung des Gebietes und die Positionsbestimmung der Individuen zu ermöglichen.

Aufnahme der Vegetationsparameter

Für jedes einzelne Quadrat wurden in der Mitte der Untersuchungsperiode verschiedene Vegetationsparameter aufgenommen: Einerseits wurde das Vorhandensein von Larvalhabitaten (Bananenpflanzen, Helikonien etc.) sowie von weiterer Vegetation größer 10cm oder kleiner 10cm Durchmesser auf Brusthöhe (DBH) bestimmt. Andererseits wurde die prozentuale Bodenbedeckung geschätzt. Die Bodenbedeckung wurde in 4 Kategorien (0% - 25%, 26% - 50%, 51% - 75% und 76% - 100% Deckungsgrad) eingeteilt. In die Bestimmung des Bodenbedeckungsgrades gingen sowohl Laub und andere abgestorbene Pflanzenteile ein als auch kleinwüchsige Vegetation, die aufgrund ihrer Höhe nicht dem Parameter Vegetation <10cm DBH zugeordnet werden konnte. Während die Vegetation unter 10cm DBH ganztags als Schutz vor Sonneneinstrahlung diente, stellte die Vegetation größer 10cm DBH zusätzlich eine für die Eiablage essentielle Laubquelle dar.

Verhaltensbeobachtungen

Die Geschlechter wurden durch das Vorhandensein (Männchen) oder die Abwesenheit (Weibchen) eines dunkel pigmentierten Kehlsackes unterschieden. Jedes Fokusweibchen wurde zu Beginn der Datenaufnahme fotografiert, um eine Verwechslung mit anderen ebenfalls unmarkierten Weibchen zu verhindern. Um den Einfluss des Beobachters auf das Verhalten der Tiere während der Datenaufnahmen zu minimieren, wurde das jeweilige Fokusweibchen erst nach Beendigung der auf dieses Tier ausgerichteten Datenaufnahme eingefangen, vermessen (Kopf-Rumpf-Länge (KRL)) und gewogen sowie mittels Zehenamputation (toe clipping) markiert – eine weithin übliche Methode, welche das

Verhalten der Tiere nicht beeinflusst (Meuche & Grafe 2004, Pröhl 2002). Dabei wurde darauf geachtet, dass pro Gliedmaße nicht mehr als eine Phalangenspitze abgeschnitten wurde. Außerdem wurde der I. „Finger“ nicht markiert, um Beeinträchtigungen beim Klettern so gering wie möglich zu halten.

Das Verhalten von insgesamt 15 Fokusweibchen wurde mittels einer Kombination von „focal animal sampling“ und „ad libitum sampling“ sowie one-zero-sampling (Martin & Bateson 1992) protokolliert. Die Fokusweibchen wurden einzeln jeweils für einen Zeitraum von einer Eiablage bis zur darauffolgenden Eiablage beobachtet. Dabei wurde die Position innerhalb des Quadratsystems für das jeweilige Fokusweibchen zwischen 5:00 und ca. 18:00 Uhr (Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang) in einem Zyklus von 5min ermittelt. Eine Beobachtung der Tiere während der Nacht war nicht notwendig, da die Weibchen in der Dämmerung ihre Schlafplätze aufsuchen und diese bis Sonnenaufgang nicht wieder verlassen (eigene Beobachtungen). Neben der Position der Schlafplätze, wurde weiterhin aufgenommen, wo sich die Weibchen verpaarten und wo sich die Eiablageplätze befanden. Als Paarung wurde dabei eine Interaktion gewertet, bei der sich ein Weibchen einem rufenden Männchen annäherte, diesem über eine gewisse Distanz folgte und die in einer Eiablage resultierte.

Bezüglich des Verhaltens der Tiere wurde pro Minute notiert, ob das Weibchen furagierte oder in agonistische Interaktionen mit anderen Weibchen verwickelt war. War das jeweilige Fokusweibchen in aggressive Interaktionen verwickelt, wurde festgehalten, ob es sich während dieser Interaktionen dominant oder unterwürfig verhalten hat und wie lange die Interaktion andauerte. Als Dominanz wurde dabei ein Verhalten eingestuft, bei dem ein Weibchen sich zielgerichtet auf ein anderes Weibchen zu bewegte und/oder auf dessen Rücken sprang und es bei Flucht weiterhin über eine gewisse Distanz verfolgte. Als Unterwerfung wurde das Verhalten eines Weibchens eingestuft, wenn es sich nicht zur Wehr setzte und völlig regungslos sitzen blieb oder letztlich die Flucht ergriff. Im Anschluss an jede Interaktion wurde das andere in die Auseinandersetzung verwickelte Weibchen gefangen und identifiziert bzw. fotografiert und markiert.

Datenanalyse

Für jedes Weibchen wurde zunächst ein Konditionsindex (sensu Jakob *et al.* 1996, Murphy 1994) berechnet. Dieser wurde durch die Regression zwischen dem Gewicht aller Weibchen und ihrer KRL ermittelt (Anhang V). Die Kondition eines Tieres wurde als Abweichung

seines Gewichts von dem durch die Regression vorhergesagten Gewichts definiert (Residuen), so dass Individuen mit schlechter Kondition negative Residuen besaßen und Individuen mit guter Kondition positive.

Für jedes Fokusweibchen wurden die Lage und Größe der Kerngebiete bzw. Home Ranges mittels der adaptive Kernel Methode (Worton 1989) berechnet (siehe Kapitel 2). Es wurden eine Volumenfunktion und somit interpolierte Home Ranges bzw. Kerngebiete berechnet, die sich über 95% bzw. 50% der Positionsdaten erstreckten. In die Berechnung gingen alle Positionsdaten (von 5:00 - 18:00 Uhr) im Zeitraum von einer bis zur nächsten Eiablage ein.

Für einen Vergleich der Kerngebietsgrößen der Weibchen mit den Territoriengrößen der Männchen mittels Mann-Whitney-U-Test wurden die Daten der Männchen aus einer parallel in derselben Untersuchungsfläche durchgeführten Studie verwendet (siehe Kapitel 3).

Für jedes Fokusweibchen wurde jeweils für alle innerhalb bzw. außerhalb des Kerngebietes stattfindenden aggressiven Interaktionen berechnet, wie hoch der prozentuale Anteil dominanter Interaktionen war. Anschließend wurde mit Hilfe des gepaarten T-Tests verglichen, ob innerhalb des Kerngebiets prozentual mehr dominante Interaktionen stattfanden als außerhalb. Da keine Informationen darüber vorliegen, ob die Weibchen ihre Kerngebiete im Laufe der Zeit verschieben, wurden für jedes Fokusweibchen nur die Interaktionen gewertet, die in den Beobachtungszeitraum des jeweiligen Fokusweibchens ± 2 Wochen fielen.

Zusätzlich wurde jeweils für alle Quadrate des Kerngebietes bzw. alle Quadrate des restlichen Home Ranges der Mittelwert bezüglich der einzelnen Vegetationsparameter berechnet. Anschließend wurde mittels des Wilcoxon-Tests für gepaarte Stichproben untersucht, ob zwischen dem Kerngebiet und dem restlichen Home Range Unterschiede in der Vegetation bestanden.

Zusätzlich wurde unter Verwendung des Wilcoxon-Tests für gepaarte Stichproben untersucht, ob die Anzahl der Beobachtungsminuten, während der die Weibchen furagiert haben, sich zwischen dem Kerngebiet und dem restlichen Home Range unterschieden. Dabei wurde ein Weibchen aus der Analyse ausgeschlossen, da sich dieses die meiste Zeit zu versteckt aufhielt und somit außer der Positionsbestimmung keine detaillierten Beobachtungen zum Furagierverhalten zuließ. Soweit nicht anders vermerkt, werden jeweils der Mittelwert $\pm S_D$ angegeben.

Tab. 1. Spearman Rangkorrelationskoeffizient (R) für den Zusammenhang zwischen dem Home Range- bzw. Kerngebietsgröße der Weibchen und deren Größe, Gewicht, Kondition sowie der in Abhängigkeit des Weibchens variierenden Länge des Beobachtungszeitraumes von einer Eiablage zur nächsten.

	Home Range			Kerngebiet		
	N	R	p	N	R	p
Größe [mm]	14	-0,28	> 0,05	14	-0,05	> 0,05
Gewicht [g]	14	-0,04	> 0,05	14	0,1	> 0,05
Kondition [g]	14	0,09	> 0,05	14	0,18	> 0,05
Länge Beobachtungszeitraum [h]	15	-0,11	> 0,05	15	-0,39	> 0,05

Ergebnisse

Home Range und Kerngebiet

Die durchschnittliche Größe weiblicher Home Ranges betrug $39,01 \pm 22,7\text{m}^2$ ($N = 15$) (Anhang I). Das kleinste Home Range erstreckte sich über eine Fläche von $3,99\text{m}^2$. Das größte Home Range wies $93,86\text{m}^2$ auf. Die Kerngebiete wiesen $2,71 \pm 2,5\text{m}^2$ auf ($N = 15$) (Anhang I). Dabei betrug das kleinste Kerngebiet $0,21\text{m}^2$ und das größte $9,22\text{m}^2$. Die Kerngebiete der Weibchen waren somit signifikant kleiner als die im Mittel $14,86 \pm 8,4\text{m}^2$ großen, von den Männchen verteidigten Gebiete (Mann-Whitney-U-Test: $U = 5$, $N_{\text{Männchen}} = 13$, $N_{\text{Weibchen}} = 15$, $p < 0,001$).

Weder die Größe des Home Ranges noch die Größe des Kerngebietes eines Weibchen wiesen einen Zusammenhang mit seiner Größe, dem Gewicht oder der Kondition auf (Tab. 1). Die Home Range- bzw. Kerngebietsgrößen waren darüber hinaus unabhängig von der Länge des Beobachtungszeitraumes (Tab. 1).

Aggressive Interaktionen zwischen Weibchen

Es konnten 68 aggressive Interaktionen bei insgesamt 14 der 15 Fokusweibchen beobachtet werden. Im Median fanden 54% aller Interaktionen im Kerngebiet des Fokusweibchens statt. Die restlichen 46% (Median) aller Interaktionen fanden im Home Range des Fokusweibchens statt. Bei $78 \pm 35\%$ aller innerhalb des Kerngebietes eines Weibchens ($N = 11$) stattfindenden Interaktionen mit anderen Weibchen war die Inhaberin dominant. Außerhalb ihres

Kerngebietes waren Weibchen ($N = 12$) bei $17 \pm 31\%$ der aggressiven Interaktionen dominant. Mit Ausnahme von je einer Interaktion von zwei verschiedenen Weibchen spielten sich alle dominanten Interaktionen eines Weibchens entweder innerhalb des Kerngebietes oder in einem Radius von maximal 1m um das Kerngebiet herum ab. Im Vergleich zum restlichen Home Range fanden somit innerhalb des Kerngebietes signifikant mehr dominante Interaktionen statt (Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben: $T = 1$; $n = 10$; $p = 0,01$).

Während der aggressiven Auseinandersetzungen orientierte sich das dominante Weibchen zunächst in die Richtung des anderen Weibchens und näherte sich schnell an dieses an. In 38% aller aggressiven Interaktionen reichte diese Annäherung aus, um das Weibchen zu vertreiben. Das Weibchen, welches den Angriff initiiert hatte, folgte dem Eindringling meist noch über eine Distanz von bis zu 100cm. In 62% der Fälle sprang das dominante Weibchen der Gegnerin auf den Rücken. Dabei flüchtete die Gegnerin, verblieb völlig bewegungslos oder setzte sich zur Wehr. Im letzten Fall nahmen beide Weibchen eine aufrechte Position ein, umschlangen den Gegner mit den Vorderextremitäten, rangen miteinander oder sprangen auf den Rücken des gegnerischen Weibchens und nahmen eine amplexusähnliche Stellung ein. Alle Interaktionen waren beendet, nachdem eines der Weibchen aus der Sichtweite des anderen verschwand oder sich trotz andauernder Attacken nicht mehr bewegte. Alle aggressiven Interaktionen wurden zu Gunsten des angreifenden Weibchens entschieden. Es konnten auch Dominanzwechsel zwischen Weibchen innerhalb einer agonistischen Interaktion ($N = 3$) beobachtet werden. Dabei verhielt sich Weibchen A innerhalb ihres Kerngebietes dominant und verfolgte das flüchtende Weibchen B bis in dessen Kerngebiet. Dort kehrten sich die Dominanzverhältnisse um. Weibchen B verhielt sich nun dominant und trieb Weibchen A zurück in dessen Kerngebiet, wo sich die Dominanzverhältnisse erneut umkehrten. Auch nichtrufende Männchen wurden angegriffen ($N = 3$). Allerdings wurden alle Angriffe abgebrochen, sobald das Männchen zu rufen begann.

56% aller Interaktionen ($N = 68$) fanden am Vormittag zwischen 5:00 und 12:00 Uhr statt. Die durchschnittliche Dauer der Interaktionen betrug $4,5 \pm 4,95$ min ($N = 61$).

Ursachen aggressiver Interaktionen

Zwischen dem Home Range und dem Kerngebiet eines Weibchen konnte weder ein Unterschied bezüglich der Vegetation größer noch kleiner 10cm DBH gefunden werden (Tab. 2). Allerdings war sowohl die Bodenbedeckung als auch der Anteil an Larvalhabitaten im Kerngebiet größer als im restlichen Home Range der Weibchen (Tab. 2). Bei lediglich 3 von

33 Eiablagen (N = 15 Weibchen) befanden sich die Eiablageplätze innerhalb des Kerngebietes des Weibchens. Alle anderen Eiablagen fanden innerhalb des restlichen Home Range der Weibchen statt. Alle Eiablageplätze befanden sich innerhalb des Territoriums des als Paarungspartner gewählten Männchens. $71 \pm 43\%$ der Schlafplätze der Weibchen (N = 14) befanden sich innerhalb des Kerngebietes. Durchschnittlich fanden $66,1 \pm 14,5\%$ der gesamten Nahrungsaufnahme innerhalb des Kerngebietes und $33,9 \pm 14,5\%$ im restlichen Home Range statt. Somit fanden signifikant mehr Fressereignisse innerhalb des Kerngebietes statt (Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben: T = 5; N = 14; $p < 0,01$), welches nur 5,6% (Median) des gesamten Home Ranges umfasste.

Von 17 beobachteten Paarungen, bei denen mindestens ein weiteres Weibchen anwesend war, zeigten nur 3 paarungsbereite Weibchen intrasexuelle Aggressivität. In diesen Fällen fand die Paarung innerhalb des Kerngebietes des Weibchens statt, das den Angriff initiierte. Larventransportierende Weibchen (N = 4) verhielten sich immer unterwürfig und initiierten nie einen Kampf.

Tab. 2. Deskriptive Statistik und Testergebnisse des Wilcoxon-Tests für gepaarte Stichproben für den Vergleich zwischen Home Range und Kerngebiet der Weibchen bezüglich verschiedener Vegetationsparameter.

	Mittelwert \pm S _D	Mittelwert \pm S _D	N	T	p
	Home Range	Kerngebiet			
Ø Vegetation > 10cm DBH	0,02 \pm 0,02	0,04 \pm 0,13	15	0,65	> 0,05
Ø Vegetation < 10cm DBH	0,63 \pm 0,11	0,66 \pm 0,38	15	0,23	> 0,05
Ø Bodenbedeckung	1,96 \pm 0,18	2,3 \pm 0,49	15	2,3	< 0,05
Ø Larvalhabitate	0,44 \pm 0,16	0,64 \pm 0,36	15	20	< 0,05

Diskussion

Meine Ergebnisse zeigten, dass weibliche *O. pumilio* eine arealbezogene Dominanz aufwies und ein Gebiet, das ungefähr ihrem Kerngebiet entsprach gegen andere eindringende Weibchen verteidigten. Während intrasexuelle Aggressivität und Territorialität bei männlichen Anuren weit verbreitet ist, so konnte sie bislang bei Weibchen nur selten nachgewiesen werden (zusammengefasst von Mathis *et al.* 1995, Pröhl 2005). Bei einigen wenigen Dendrobatiden jedoch, bei denen die Männchen den Hauptteil der Brutpflege übernehmen, konkurrieren die Weibchen um Paarungspartner und versuchen diese zu

monopolisieren (Summers 1992a). Bei *O. pumilio* hingegen kann eine Monopolisierung von potentiellen Paarungspartnern als Ursache weiblichen Territorialverhaltens ausgeschlossen werden. Im Gegensatz zu den Männchen übernehmen die Weibchen den Hauptteil der Brutpflege (Wells 2007, Weygoldt 1987). Die wenigen Weibchen, die sich während der Paarung mit einem Männchen aggressiv gegenüber anderen anwesenden Weibchen verhielten, befanden sich innerhalb ihres eigenen Kerngebietes. Die Mehrzahl der Paarungen (80%) wurden außerhalb des Kerngebietes des jeweiligen Weibchens initiiert und es konnte kein aggressives Verhalten beobachtet werden.

Auch eine Verteidigung von Eiablageplätzen findet bei weiblichen *O. pumilio* nicht statt. Die typischerweise als Eiablageplätze genutzten trockenen Blätter der Laubstreu stellten keine limitierte Ressource dar. Darüber hinaus bestimmen die Weibchen den Eiablageplatz nicht direkt, sondern werden vom Männchen innerhalb dessen Territoriums an geeignete Stellen geführt. Lediglich 13 % der Eiablageplätze (N = 15) befanden sich somit innerhalb des von den jeweiligen Weibchen verteidigten Kerngebietes.

In manchen bisher untersuchten Populationen schienen Larvalhabitate eine limitierte Ressource darzustellen (Donnelly 1989a, Donnelly 1989b, Pröhl & Berke 2001). Die Verteidigung von Larvalhabitaten – wie von Haase und Pröhl (2002) vermutet – ist jedoch keine Erklärung für die beobachtete Etablierung von Territorien bei den Weibchen der von mir untersuchten Population. In meinem Untersuchungsgebiet repräsentierten die als Larvalhabitate genutzten Pflanzen wie Bananen oder Helikonien keine limitierte Ressource. Außerdem transportierten die Weibchen (N = 3) ihre Kaulquappen zu Larvalhabitaten, die sich außerhalb ihres Kerngebietes befanden (eigene Beobachtung). Darüber hinaus befinden sich in den verschiedenen Axeln ein und derselben als Larvalhabitat dienenden Pflanze Larven verschiedener Weibchen (H. Pröhl, persönliche Mitteilung). Da sich die Weibchen während eines großen Teils der Zeit innerhalb ihres Kerngebietes versteckt unter Wurzeln und Blättern aufhielten (I. Meuche unveröffentlichte Daten), wäre eine effektive Verteidigung von Larvalhabitaten nicht möglich gewesen. Eine aggressive Verteidigung von Larvalhabitaten sollte nur dann stattfinden, wenn der Nutzen die Kosten überwiegt. Aufgrund der hohen energetischen Kosten und des während der Kämpfe wahrscheinlich bestehenden Verletzungsrisikos (Anhang VII) einerseits sowie des entsprechend geringen Nutzens der Verteidigung einer nicht limitierten Ressource andererseits stützen meine Ergebnisse eine Monopolisierung von Larvalhabitaten als Ursache weiblicher Territorialität nicht. Im Gegensatz zu Haase und Pröhl (2002) untersuchte ich jedoch in der vorliegenden Studie keine Larven aufziehenden Weibchen. Kaulquappen versorgende Weibchen und Weibchen ohne

Larven könnten jedoch aus unterschiedlichen Gründen aggressives Verhalten zeigen. Weitere Untersuchungen sind nötig, um aufzuklären, ob Larven versorgende Weibchen und Weibchen ohne Larven unterschiedliche Ressourcen verteidigen.

Die Ursache territorialen Verhaltens liegt bei Weibchen meist in der Verteidigung von Nahrungsressourcen, da diese nicht nur das Überleben der Weibchen beeinflussen, sondern ebenfalls direkte Auswirkungen auf die Anzahl der produzierten Eier haben (Kaitala 1987, Rowe & Scudder 1990). Bei einigen *Colostethus*-Arten beispielsweise konnte gezeigt werden, dass Futterstellen verteidigt wurden, wobei diese Territorien viel kleiner waren als die Territorien, die der Fortpflanzung dienten (Wells 1980a, Wells 1980b). Auch bei *O. pumilio* waren die von den Weibchen verteidigten Kerngebiete signifikant kleiner als die der Fortpflanzung dienenden Territorien der Männchen. Donnelly (1991) berichtete, dass innerhalb der von den Tieren genutzten Bereiche mehr Ameisen vorkommen als außerhalb und dass diese Ameisen der Hauptanteil der Nahrung von *O. pumilio* in der von ihr untersuchten Population darstellte. Ameisen tropischer Tieflandregenwälder reagieren negativ auf trockene Bedingungen, wodurch ihre Häufigkeit stark mit der Feuchtigkeit in der Laubstreu korreliert (Levings & Windsor 1982). Somit ist die räumliche Verteilung dieser Ressource auf dauerhaft feuchte Stellen im Habitat beschränkt und stellt eine räumlich limitierte Ressource dar. In meiner Untersuchungsfläche schien vor allem das Wurzelgeflecht von Bananen und Helikonien auch an sehr trockenen Tagen einen hohen Grad an Feuchtigkeit zu bieten. Basierend auf den Ergebnissen von Levings und Windsor (1982) sollte die Verteilung von Ameisen vor allem an trockenen Tagen auf die Wurzeln dieser Pflanzen beschränkt sein. Die Tatsache, dass sich innerhalb des Kerngebietes der Weibchen mehr Bananen und Helikonien befanden als im restlichen Home Range, weist daraufhin, dass die Weibchen ihre Territorien nach der Häufigkeit ihrer Futtertiere ausrichten. Die signifikant häufigeren Fressereignisse innerhalb des Kerngebietes der Weibchen unterstützen diese Hypothese ebenfalls. Weitere Untersuchungen sind notwendig, um den Einfluss der Verteilung von Beutetieren auf die Territorialität weiblicher Erdbeerfrösche aufzuklären.

Bislang wurden aggressive Interaktionen zwischen Weibchen von keiner anderen Erdbeerfroschpopulation berichtet (Bunnell 1973, Donnelly 1989a, McVey *et al.* 1981). Eine mögliche Erklärung könnten die sich hauptsächlich auf Männchen beschränkende Untersuchungen sein. Da Interaktionen zwischen Weibchen deutlich schneller beendet sind als die von Männchen (eigene Beobachtungen), ist oftmals eine explizite Beobachtung von Weibchen nötig, um entsprechende agonistische Interaktionen feststellen zu können. Aber auch unterschiedliche Populationsdichten und Geschlechterverhältnisse könnten eine

Erklärung für fehlende Beobachtungen agonistischer Interaktionen zwischen Weibchen darstellen. Das Geschlechterverhältnis meiner Untersuchungspopulation war deutlich zugunsten der Weibchen verschoben (siehe Kapitel 2). Pröhl (2002) errechnete für das Gebiet eine Populationsdichte von bis zu 8,5 Individuen pro 100m². Dieser Wert entsprach somit der dreifachen Dichte einer in derselben Studie untersuchten Primärwaldpopulation. Größere Individuendichten können die Konkurrenz zwischen Individuen um Ressourcen erhöhen (z.B. Stewart et al. 2005) und könnten somit auch zu einem Anstieg bezüglich Häufigkeit und Ausmaß aggressiver Interaktionen führen (z.B. Blanchet *et al.* 2006, Johnson *et al.* 2004, Macdonald *et al.* 2004). Auch die Taktik der Partnerwahl kann durch erhöhte intrasexuelle Konkurrenz beeinflusst sein. Ich konnte zeigen, dass weibliche Erdbeerfrösche unter Bedingungen starker intrasexueller Konkurrenz, basierend auf einem in Richtung der Weibchen verschobenen Geschlechterverhältnisses, das nächste Männchen als Paarungspartner wählten (siehe Kapitel 2). Da sich die meisten Studien an Dendrobatiden auf die Männchen konzentriert haben, untermauert diese Studie die Notwendigkeit, das Verhalten der Weibchen unter verschiedenen Umweltbedingungen zu untersuchen. Denn die räumliche Verteilung der Weibchen als Konsequenz der beobachteten intrasexuellen Konkurrenz bestimmt nicht zuletzt die Fortpflanzungsstrategien der Männchen und die Evolution von Paarungssystemen.

Kapitel 5

5. Gesamtdiskussion

Die vorliegende Studie über die Verhaltensökologie des tagaktiven, auffällig gefärbten und giftigen neotropischen Erdbeerfröschchens *O. pumilio* beschäftigte sich mit der Partnerwahl der Weibchen, intrasexueller Konkurrenz sowie der Bedeutung der akustischen Kommunikationssignale von Männchen. Im Verlauf von zwei Fortpflanzungssaisons dokumentierte ich das Verhalten des Erdbeerfröschchens in einem Tieflandregenwald im biologischen Reservat Hitoy Cerere. Das Hauptziel der Studie war, die Taktik der Weibchen bei der Partnerwahl sowie die weiblichen Präferenzen bezüglich bestimmter Merkmale der Männchen und ihrer Territorien zu analysieren. Es sollte die Bedeutung der männlichen Rufe für die Anlockung von Paarungspartnern und die Verteidigung des Territoriums untersucht werden. Die Analyse der männlichen Territoriengröße bezüglich der Sicherung des Zugangs zu Paarungspartnern und des durch Eindringlinge verursachten Druckes sowie Untersuchungen zu den Ursachen weiblicher Aggressivität fanden ebenfalls besondere Berücksichtigung. Um ein detailliertes Verständnis von evolutiven Prozessen zu ermöglichen, sind vor allem simultane Beobachtungen des Verhaltens von Weibchen und Männchen durchgeführt worden.

Die Ergebnisse zeigten, dass die Distanz zum Paarungspartner trotz bestehender Präferenz für Rufe mit tiefer dominanter Frequenz für paarungsbereite Weibchen das Hauptentscheidungskriterium bei der Wahl eines Paarungspartners darstellte. Die Weibchen paarten sich am Tag der Eiablage mit dem nächsten Männchen, wobei die Wahrscheinlichkeit, ein Männchen zu akzeptieren, unabhängig von dessen Merkmalen war (Kapitel 2 Tab. 6).

In einer Population, in der sich Weibchen mit dem nächsten Männchen paaren, sollten territoriale Männchen zur Maximierung ihres Paarungserfolges ihre Territorien dort etablieren, wo sich die Home Ranges vieler verschiedener Weibchen überschneiden und die Weibchendichte entsprechend hoch ist. Pröhl und Berke (2001) zeigten, dass die intrasexuelle Konkurrenz zwischen Männchen um diese Gebiete sehr hoch war. Männchen verschoben ihre Kerngebiete zu Arealen hoher Weibchendichte und Kämpfe sowie Territoriumsübernahmen fanden vor allem in diesen Gebieten statt. In Anbetracht der starken Konkurrenz zwischen Männchen in qualitativ hochwertigen Gebieten mit hoher Weibchendichte konnte in der vorliegenden Studie in Übereinstimmung mit theoretischen Modellen (z.B. Schoener 1983) eine reduzierte Territoriengröße beobachtet werden. In Gebieten geringerer Weibchendichte

hingegen schienen die Männchen durch eine Vergrößerung ihres Territoriums zu versuchen, dieses Weibchendefizit auszugleichen. Da sich Tiere in einem Habitat so verteilen, dass die konkurrenzstärksten Männchen die qualitativ hochwertigsten Areale besetzen (Hirata & Seno 1997) und Männchen mit niedrigen Qualitäten dementsprechend bereits durch starke intrasexuelle Konkurrenz an der Etablierung eines Territoriums gehindert werden², sollten alle am Fortpflanzungsgeschehen beteiligten Männchen qualitativ hochwertig sein. Für Weibchen wiederum sollte eine intensive Partnerwahl aufgrund der nur noch geringen Varianzen zwischen den qualitativ hochwertigen, territorialen Männchen keine fitnessmaximierende Taktik darstellen (z.B. Real 1990). Die mit einer selektiveren Partnerwahl verbundenen Kosten (z.B. energetische Kosten oder das Risiko des kompletten Gelegeverlustes durch Ablage unbefruchteter Eier aufgrund zeitlicher Zwänge) würden den vergleichsweise geringen Nutzen übersteigen. Folglich sollte die Selektion Weibchen begünstigen, die sich mit dem nächsten Männchen verpaaren (Wells 2007).

Potentielle Paarungspartner werden mit Hilfe der von den Männchen produzierten Anzeigerufe lokalisiert. Pröhl (2003) zeigte, dass der Paarungserfolg eines Männchens in manchen Beobachtungsjahren u.a. negativ mit der Frequenz seiner Rufe korrelierte. Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zeigten jedoch, dass die Rufmerkmale eines Männchens keinen Einfluss auf die Wahrscheinlichkeit, von einem Weibchen akzeptiert zu werden, hatten. Der von Pröhl (2003) gefundene Zusammenhang könnte jedoch das Resultat der starken intrasexuellen Konkurrenz zwischen den Männchen in den begehrten Arealen mit hoher Weibchendichte sein, welche von Männchen mit bestimmten Eigenschaften (Rufparameter, Kampffähigkeiten) besetzt werden. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen bei vielen anderen Anuren (Howard & Young 1998, Lopez *et al.* 1988, Wagner 1989) konnte ich bei *O. pumilio* zeigen, dass die dominante Frequenz der Rufe ein wichtiges Kommunikationssignal während territorialer Interaktionen zwischen Männchen darstellte. Sowohl unter natürlichen Bedingungen als auch während der Playbackexperimente reduzierten die Männchen als Reaktion auf eindringende Männchen ihre dominante Frequenz drastisch, wobei die niedrigste produzierte Frequenz mit der Kondition des Männchens negativ korreliert war und möglicherweise ein Signal zur Übermittlung von Kampffähigkeiten darstellte. Somit wäre denkbar, dass Männchen mit guter Kondition und der Fähigkeit,

² Es gibt generell mehr Männchen als Reviere. Territoriums inhaber werden oftmals in Kämpfe mit vagabundierenden (häufig jüngeren) Männchen verwickelt, die versuchen, ein Territorium zu etablieren (H. Pröhl, persönliche Beobachtungen). Freiwerdende Territorien werden schnell wiederbesetzt (H. Pröhl persönliche Beobachtungen).

tieffrequente Rufe zu produzieren, in der Lage sind, Territorien in den begehrten Arealen mit hoher Weibchendichte zu etablieren und zu verteidigen.

Auch von weiblichen Erdbeerfröschen ist bekannt, dass sie sich aggressiv gegenüber anderen Weibchen verhalten (Haase & Pröhl 2002). Bislang waren die Ursachen dieser Aggressivität allerdings unerforscht. In der vorliegenden Studie konnte erstmals gezeigt werden, dass auch die Weibchen individuelle Territorien gegenüber gleichgeschlechtlichen Artgenossen verteidigen. Eine Monopolisierung von Paarungspartnern konnte jedoch ausgeschlossen werden. Die Mehrzahl der Paarungen fand außerhalb des von den Weibchen verteidigten Gebietes statt und wurde nicht von aggressiven Verhaltensweisen gegenüber anderen paarungsbereiten Weibchen begleitet. Die Verteidigung von Larvalhabitaten – wie von Haase und Pröhl (2002) vermutet – ist ebenfalls keine Erklärung für die beobachtete Etablierung von Territorien bei den Weibchen der von mir untersuchten Population. Obwohl die Kerngebiete der Weibchen mit Larvalhabitaten assoziiert sind, transportierten die Weibchen ihre Kaulquappen oftmals zu Larvalhabitaten außerhalb ihres Kerngebietes. Innerhalb des Kerngebietes fanden jedoch signifikant häufigere Fressereignisse statt. Die den Hauptteil der Nahrung von *O. pumilio* bildenden Ameisen, deren Häufigkeit mit Feuchtigkeit korreliert (Levings & Windsor 1982), kommen als räumlich beschränkte Ressource vor allem in dem durch die Tiere genutzten Bereichen vor (Donnelly 1991). Das Wurzelgeflecht der als Larvalhabitate genutzten Pflanzen schien auch an sehr trockenen Tagen einen hohen Grad an Feuchtigkeit zu bieten. Wahrscheinlich liegt die Ursache des territorialen Verhaltens der Weibchen in der Verteidigung von Nahrungsressourcen.

Die Konsequenzen der Territoriumsverteidigung durch Weibchen im durch eine hohe Populationsdichte charakterisierten Untersuchungsgebiet (Pröhl 2002) können in einem Anstieg der Häufigkeit und des Ausmaßes aggressiver Interaktionen (z.B. Blanchet *et al.* 2006, Johnson *et al.* 2004, Macdonald *et al.* 2004) liegen. Dies wiederum erhöht die Wahrscheinlichkeit, während der Partnersuche in agonistische Interaktionen verwickelt zu werden und resultiert somit in erhöhten Kosten intensiver Partnerwahl. Wobei einerseits mit erhöhten Energieausgaben, einem zunehmenden Verletzungsrisiko (Anhang VII) sowie Stress zu rechnen ist. Andererseits steigt die Gefahr, aufgrund zeitlicher Zwänge, keinen Paarungspartner zu finden (Arak 1988, Palokangas *et al.* 1992). Ansteigende Kosten führen zu einer Abnahme der Selektivität bei der Partnerwahl (Choudhury & Black 1993, Dale *et al.* 1992, Slagsvold & Dale 1991). In der vorliegenden Studie konnte gezeigt werden, dass Weibchen in einem Gebiet hoher Individuendichte mit einem stark zu den Weibchen verschoben Geschlechterverhältnis das nächste Männchen akzeptieren. Pröhl und Hödl (1999)

berichteten jedoch von intensiverer Partnersuche durch die Weibchen in einem Gebiet mit einem Geschlechterverhältnis von 1:1. Somit scheint die Taktik, welche Weibchen anwenden, um einen Paarungspartner zu wählen, nicht zuletzt vom vorherrschenden Geschlechterverhältnis und dem damit assoziierten Veränderungen des Kosten-Nutzen-Verhältnisses abzuhängen (Jirotkul 1999, Souroukis & Murray 1995).

Ausblick

Bisherige Studien haben sich vor allem auf das Fortpflanzungs- und Territorialverhalten der männlichen Erdbeerfröschen konzentriert (Baugh & Forester 1994, Bunnell 1973, Donnelly 1989a, Forester *et al.* 1993, Pröhl 1997b, Pröhl 1997c, Pröhl 2002, Pröhl 2003, Pröhl & Berke 2001, Pröhl & Hödl 1999). Die Erforschung der Weibchenwahl ist jedoch von essentieller Bedeutung. Sie ermöglicht nicht nur die Quantifizierung der präferierten männlichen Merkmale sondern gibt auch Hinweise auf die evolutiven Mechanismen, die in der Vergangenheit gewirkt haben, sowie auf die zukünftige Richtung der Evolution von Signalen (Ryan 1990, Ryan & Rand 1993). In der vorliegende Studie wurde erstmals das Wahlverhalten der Weibchen näher untersucht. Allerdings beschränkte sich die Untersuchung auf eine einzige Population. Die von den Weibchen angewandte optimale Taktik der Partnerwahl stellt jedoch wahrscheinlich eine flexible Taktik dar, welche vor allem durch das vorherrschende Kosten-Nutzenverhältnis beeinflusst wird. Zusätzliche detaillierte Untersuchungen in anderen Populationen könnten wertvolle Informationen liefern, um grundlegende Fortpflanzungsmechanismen und die Struktur von Paarungssystemen besser zu verstehen.

Bei fast allen bisher an Anuren durchgeführten Studien wurden die Auswirkungen statischer unimodaler (meist akustischer) Reize auf das Verhalten von Individuen untersucht. Unter natürlichen Bedingungen wirken jedoch eine Vielzahl verschiedenster Reize (bi- und multimodal) gleichzeitig auf den Signalempfänger ein und werden von diesem verarbeitet. Dabei können nicht nur statische sondern auch dynamische Reize (wie beispielsweise das Pulsieren der Schallblase während des Rufens) eine wichtige Rolle spielen (Narins *et al.* 2003). Gerade bei den tagaktiven, meist auffällig gefärbten Pfeilgiftfröschen gibt es Hinweise darauf, dass neben akustischen auch optische Signale während intrasexueller (Narins *et al.* 2003) und intersexueller (Summers *et al.* 1999) Interaktionen eine Rolle spielen. Sowohl

Freilandbeobachtungen als auch Experimente wären nötig, um das Verhalten beider Geschlechter als Reaktion auf bi- und multimodale Signale zu analysieren.

Des Weiteren könnten Untersuchungen der physiologischen Prozesse wertvolle Informationen sowohl bezüglich des Fortpflanzungs- als auch des Territorialverhaltens beider Geschlechter liefern. Eigene Beobachtungen weisen sehr stark daraufhin, dass die Paarungsbereitschaft der Weibchen durch Niederschlag getriggert wird. Weibchen zeigten meist am Tag nach Regenfällen Paarungsbereitschaft. Vermutlich werden die Eier nacheinander produziert, wobei der entgültige Reifungsprozess jedoch erst durch Regen ausgelöst wird (Anhang III) und dann nicht mehr aufhaltbar zu sein scheint. Denn Weibchen, welche es nicht schafften, innerhalb einer bestimmten Zeit, einen Paarungspartner zu finden, verloren ihre Paarungsbereitschaft und legten unbefruchtete Eier ab. Dabei verloren die Weibchen jedoch deutlich vor Ablage der unbefruchteten Eier ihr Interesse an Männchen. Vermutlich ist das in der Leibeshöhle befindliche Gelege bereits nach kurzer Zeit nicht mehr befruchtbar und das Weibchen in Folge dessen nicht mehr paarungsbereit. Da für Anuren keine detaillierten Informationen über die Mechanismen der Eiablage vorliegen, kann über die Gründe der zeitlich verzögerten Ablage der unbefruchteten Eier nur spekuliert werden. Vorstellbar ist, dass das Gelege nach mehreren Stunden vom Körper automatisch ausgestoßen wird. Alternativ könnte es in der Leibeshöhle zur Resorption von Nährstoffen aus dem Ei kommen, wodurch die Ablage der Eier erst zu einem späteren Zeitpunkt erfolgt. Die Aufklärung der zeitlichen Zwänge, denen weibliche Erdbeerfröschen ausgesetzt zu sein scheinen, sowie der zugrundeliegenden physiologischen Mechanismen ist fundamental für das Verständnis des weiblichen Fortpflanzungsverhaltens und somit des gesamten Paarungssystems.

Literaturverzeichnis

Literaturverzeichnis

- Adams, E. S. (2001). Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 277-303.
- Alatalo, R. V., Carlson, A., Lundberg, A. (1988). The search costs in mate choice of the pied flycatcher. *Animal Behaviour*, 36: 289-291.
- Alcock, J. (2005). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Eighth edition. 8 edn. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Anderson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Arak, A. (1988). Female mate selection in the natterjack toad: Active choice or passive attraction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22: 317-327.
- Arnold, S. J., Duvall, D. (1994). Animal mating systems: A synthesis based on selection theory. *American Naturalist*, 143: 317-348.
- Backwell, P. R. Y., Passmore, N. I. (1996). Time constraints and multiple choice criteria in the sampling behaviour and mate choice in the fiddler crab, *Uca annulipes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38.
- Baugh, J. R., Forester, D. C. (1994). Prior residence effect in the dart-poison frog, *Dendrobates pumilio*. *Behaviour*, 131: 207-224.
- Bee, M. A. (2003). A test of the 'dear enemy effect' in the strawberry dart-poison frog (*Dendrobates pumilio*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54: 601-610.
- Bee, M. A., Perrill, S. A., Owen, P. C. (1999). Size assessment in simulated territorial encounters between male green frogs (*Rana clamitans*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45: 177-184.
- Blanchet, S., Dodson, J. J., Brosse, S. (2006). Influence of habitat structure and fish density on Atlantic salmon *Salmo salar L.* territorial behaviour. *Journal of Fish Biology*, 68: 951-957.
- Bradbury, J. W., Vehrencamp, S. L. (1998). *Principles of Animal Communication*. 1 edn.: Sinauer Associates.
- Brown, J. L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin*, 76: 160-169.
- Bunnell, P. (1973). Vocalizations in the territorial behavior of the frog *Dendrobates pumilio*. *Copeia*: 277-284.
- Calsbeek, R., Sinervo, B. (2002). An experimental test of the ideal despotic distribution. *Journal of Animal Ecology*, 71: 513-523.

- Carpenter, F. L. , McMillen, R. E. (1976). Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honeycreeper. *Science*, 194: 639–642.
- Choudhury, S. , Black, J. M. (1993). Mate-selection behavior and sampling strategies in geese. *Animal Behaviour*, 46: 747-757.
- Clutton-Brock, T. H. , Vincent, A. C. J. (1991). Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature*, 351: 58-60.
- Collins, S. A. (1995). The effect of recent experience on female choice in zebra finches. *Animal Behaviour*, 49: 479-486.
- Costanzo, K. , Monteiro, A. (2007). The use of chemical and visual cues in female choice in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 274: 845 -851.
- Crump, M. (1995). Parental care. In: *Amphibian Biology*. Heatwole, H. , Sullivan, B. K. (Eds.). Surrey Beatty, Chipping Norton.
- Dale, S., Rinden, H. , Slagsvold, T. (1992). Competition for a mate restricts mate search of female pied flycatchers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30: 165-176.
- Darwin, C. R. (1871). *The descent of man and slection in relation to sex*. London: John Murray.
- Davies, N. B. (1978). Ecological questions about territorial behaviour. In: *Behavioural Ecology*: 317–350. Krebs, J. R. , Davies, N. B. (Eds.). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Davies, N. B. (1991). Mating systems. In: *Behavioral ecology: an evolutionary approach*: 263–299. J. R. Krebs , Davies, N. B. (Eds.). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Davies, N. B. , Halliday, T. R. (1978). Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature*, 274: 683-685.
- De Solla, S. R., Bonduriansky, R. , Brooks, R. J. (1999). Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *Journal of Animal Ecology*, 68: 221-234.
- Dombrovsky, Y. , Perrin, N. (1994). On adaptive search and optimal stopping in sequential mate choice. *American Naturalist*, 144: 355-361.
- Donnelly, M. A. (1989a). Demographic effects of reproductive resource supplementation in a territorial frog *Dendrobates pumilio*. *Ecological Monographs*, 59: 207-221.
- Donnelly, M. A. (1989b). Effects of reproductive resource supplementation on space-use patterns in *Dendrobates pumilio*. *Oecologia*, 81: 212–218.

- Donnelly, M. A. (1991). Feeding patterns of the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). *Copeia*, 723-730.
- Doty, G. V. , Welch, A. M. (2001). Advertisement call duration indicates good genes for offspring feeding rate in gray tree frogs (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 150-156.
- Downhower, J. F. , Lank, D. B. (1994). Effect of previous experience on mate choice by female mottled sculpins. *Animal Behaviour*, 47: 369-372.
- Emlen, S. T. , Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- Endler, J. A. , Houde, A. E. (1995). Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 49: 456-468.
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Forester, D. C., Cover, J. , Wisnieski, A. (1993). The influence of time of residency on the tenacity of territorial defense by the dart poison frog *Dendrobates pumilio*. *Herpetologica*, 49: 94-99.
- Franck, D. (1997). *Verhaltensbiologie*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Friedl, T. W. P. , Klump, G. M. (2005). Sexual selection in the lek-breeding European treefrog (*Hyla arborea*): body size, chorus attendance, random mating and good genes. *Animal Behaviour*, 70: 1141-1154.
- Gardner, E. A. , Graves, B. M. (2005). Responses of resident male *Dendrobates pumilio* to territory intruders. *Journal of Herpetology*, 39: 248-253.
- Gerhardt, H. C. (1988). Acoustic properties used in call recognition by frogs and toads. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System*: 455-483. Fritsch, B., et al. (Eds.). N.Y: John Wiley & Sons.
- Gerhardt, H. C. (1991). Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour*, 42: 615-635.
- Gerhardt, H. C. (1994). The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25: 293-324.
- Gerhardt, H. C., Dyson, M. L. , Tanner, S. D. (1996). Dynamic properties of the advertisement calls of gray tree frogs: Patterns of variability and female choice. *Behavioral Ecology*, 7: 7-18.
- Gerhardt, H. C. , Huber, F. (2002). *Acoustic communication in insects and anurans*. University of Chicago Press.

- Gibson, R. M. , Langen, T. A. (1996). How do animals choose their mates? *Trends in Ecology & Evolution*, 11: 468-470.
- Grafe, T. U. (1997). Costs and benefits of mate choice in the lek-breeding reed frog, *Hyperolius marmoratus*. *Animal Behaviour*, 53: 1103-1117.
- Haase, A. , Pröhl, H. (2002). Female activity patterns and aggressiveness in the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio* (Anura : Dendrobatidae). *Amphibia-Reptilia*, 23: 129-140.
- Hairston, N. G. (1980). Evolution under interspecific competition: field experiments in terrestrial salamanders. *Evolution*, 34: 409–420.
- Halliday, T. R. , Tejedo, M. (1995). Intrasexual selection and alternative mating behaviour. In: *Amphibian Biology*: 419–468. Heatwole, H. , Sullivan, B. K. (Eds.). Surrey Beatty, Chipping Norton
- Hamilton, W. D. , Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites. *Science*, 218: 384-387.
- Hasselquist, D., Bensch, S. , von Schantz, T. (1996). Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature*, 381: 229-232.
- Hill, G. E. (1991). Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*, 350: 337-339.
- Hirata, H. , Seno, H. (1997). How does the size distribution of male territories depend on the spatial distribution of females? *Ecol. Model.*, 103: 193-207.
- Hixon, M. A. (1980). Food production and competitor density as the determinants of feeding territory size. *American Naturalist*, 115: 510-530.
- Höglund, J. , Alatalo, R. V. (1995). *Leks*. Princeton: University Press.
- Höglund, J. , Robertson, J. G. M. (1988). Chorusing Behaviour, a density-dependent alternative mating strategy in male common toads (*Bufo bufo*). *Ethology*, 79: 324.
- Holland, B. , Rice, W. R. (1998). Chase-away sexual selection: Antagonistic seduction versus resistance. *Evolution*, 52: 1.
- Howard, R. D. (1978a). Evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Evolution*, 32: 850-871.
- Howard, R. D. (1978b). Influence of male defended oviposition sites on embryo mortality in bullfrogs. *Ecology*, 59: 789-798.
- Jakob, E. M., Marshall, S. D. , Uetz, G. W. (1996). Estimating fitness: A comparison of body condition indices. *Oikos*, 77: 61-67.

- Jakobsson, S., Brick, O. , Kullberg, C. (1995). Escalated fighting behaviour incurs increased predation risk. *Animal Behaviour*, 49: 235-239
- Janetos, A. C. (1980). Strategies of female mate choice: A theoretical analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 107-112.
- Jennions, M. D. , Petrie, M. (1997). Variation in mate choice and mating preferences: A review of causes and consequences. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 72: 283-327.
- Jirotkul (1999). Operational sex ratio influences female preference and male-male competition in guppies. *Animal Behaviour*, 58: 287-294.
- Johnson, C. A., Grant, J. W. A. , Giraldeau, L.-A. (2004). The effect of patch size and competitor number on aggression among foraging house sparrows. *Behavioral Ecology*, 15: 412-418.
- Johnson, L. K., Hubbell, S. P. , Feener, D. H. J. (1987). Defense of food supply by eusocial colonies. *American Zoologist*, 27: 347-358.
- Kaitala, A. (1987). Dynamic life history strategy of the water strider *Gerris thoracicus* as adaptation of food and habitat variation. *Oikos*, 48: 125-131.
- Kaufmann, J. H. (1983). On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Reviews*, 58: 1-20.
- Kluge, A. G. (1981). The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. *Univ. Michigan Misc. Publ. Mus. Zool.*
- Klump, G. M. , Gerhardt, H. C. (1987). Use of non-arbitrary acoustic criteria in mate choice by female gray tree frogs. *Nature*, 326: 286-288.
- Kvarnemo, C. , Forsgren, E. (2000). The influence of potential reproductive rate and variation in mate quality on male and female choosiness in the sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48: 378-384.
- Kvarnemo, C. , Simmons, L. W. (1999). Variance in female quality, operational sex ration and male mate choice in a bushcricket. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45: 245-252.
- Levings, S. C. , Windsor, D. M. (1982). Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. In: *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long term changes: 355-387.* Leigh, E. G., Rand, A. S. , Windsor, D. M. (Eds.). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

- Lim, M. L. M., Li, J. , Li, D. (2007). Effect of UV-reflecting markings on female mate-choice decisions in *Cosmophasis umbratica*, a jumping spider from Singapore. Behavioral Ecology Advance Access.
- Limerick, S. (1980). Courtship behavior and oviposition of the poison-arrow frog *Dendrobates pumilio*. Herpetologica, 36: 69-71.
- Luttbeg, B. (1996). A comparative Bayes tactic for mate assessment and choice. Behavioral Ecology, 7: 451-460.
- Luttbeg, B. (2002). Assessing the robustness and optimality of alternative decision rules with varying assumptions. Animal Behaviour, 63: 805-814.
- Maan, M. E. , Cummings, M. E. (2008). Female preferences for aposematic signal components in a polymorphic poison frog. Evolution, 62: 2334-2345.
- Macdonald, D. W., *et al.* (2004). Increasing frequency of bite wounds with increasing population density in Eurasian badgers, *Meles meles*. Animal Behaviour, 67: 745-751.
- Marler, C. A., *et al.* (1995). Increased energy expenditure due to increased territorial defense in male lizards after phenotypic manipulation. Behavioral Ecology and Sociobiology, 37: 225-231.
- Martin, J. , Lopez, P. (2000). Chemoreception, Symmetry and Mate Choice in Lizards Proceedings: Biological Sciences, 267: 1265-1269.
- Martin, P. , Bateson, P. (1992). Measuring behaviour: an introductory guide. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mathis, A., *et al.* (1995). Aggression and territoriality by salamanders and a comparison with the territorial behavior of frogs. In: Amphibian Biology. Social Behavior: 633–676. Heathcote, H. , Sullivan, B. K. (Eds.). Chipping Norton, New SouthWales, Australia: Surrey Beatty and Sons.
- Maynard Smith, J. , Price, G. R. (1973). The logic of animal conflict. Nature, 246: 15-18.
- McVey, M. E., *et al.* (1981). Territoriality and homing behavior in the poison-dart frog (*Dendrobates pumilio*). Copeia, 1981: 1-8.
- Meuche, I. , Grafe, T. U. (2004). Nummerierte Hautimplantate - eine alternative Markierungsmethode für den Laubfrosch (*Hyla arborea*)? Zeitschrift für Feldherpetologie, S5: 153-158.
- Milinski, M. , Bakker, T. C. M. (1992). Costs influence sequential mate choice in sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 250: 229-233.

- Moore, A. J. , Moore, P. J. (1988). Female strategy during mate choice: threshold assessment. *Evolution*, 42: 387-391.
- Murphy, C. G. (1994). Determinants of chorus tenure in barking treefrogs (*Hyla gratiosa*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34: 285-294.
- Murphy, C. G. , Gerhardt, H. C. (2002). Mate sampling by female barking treefrogs (*Hyla gratiosa*). *Behavioral Ecology*, 13: 472-480.
- Myers, J. P., Connors, P. G. , Pitelka, F. A. (1979). Territory size in wintering sanderlings: the effects of prey abundance and intruder density. *Auk*, 96: 551-561.
- Myers, J. P., Connors, P. G. , Pitelka, F. A. (1981). Optimal territory size and the sanderling: compromises in a variable environment. In: *Foraging behavior: ecological, ethological, and psychological approaches*: 135-158. Kamil, A. C. , Sargent, T. D. (Eds.). New York: Garland.
- Narins, P. M., Hödl, W. , Grabul, D. S. (2003). Bimodal signal requisite for agonistic behaviour in a Dart-poison frog. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 577-580.
- Owens, I. P. F. , Thompson, D. B. A. (1994). Sex differences, sex ratio and sex roles. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 258: 93-99.
- Palokangas, P., Alatalo, R. V. , Korpimäki, E. (1992). Female choice in the kestrel under different availability of mating options. *Animal Behaviour*, 43: 659-665.
- Parker, G. A. (1983). Mate quality and mating decisions. In: *Mate choice*: 141-166. Bateson, P. (Ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Pröhl, H. (1997a). *Los anfibios de Hitoy Cerere, Costa Rica*. San Jose: Talamanca Press.
- Pröhl, H. (1997b). Patrón de actividad reproductiva de *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). *Revista de Biología Tropical*, 45.
- Pröhl, H. (1997c). Territorial behavior of the Strawberry Poison-dart Frog, *Dendrobates pumilio*. *Amphibia-Reptilia*, 18: 437-442.
- Pröhl, H. (2002). Population differences in female resource abundance, adult sex ratio, and male mating success in *Dendrobates pumilio*. *Behavioral Ecology*, 13: 175-181.
- Pröhl, H. (2003). Variation in male calling behaviour and relation to male mating success in the strawberry poison frog (*Dendrobates pumilio*). *Ethology*, 109: 273-290.
- Pröhl, H. (2005). Territorial behavior in dendrobatid frogs. *Journal of Herpetology*, 39: 354-365.
- Pröhl, H. , Berke, O. (2001). Spatial distributions of male and female strawberry poison frogs and their relation to female reproductive resources. *Oecologia*, 129: 534-542.

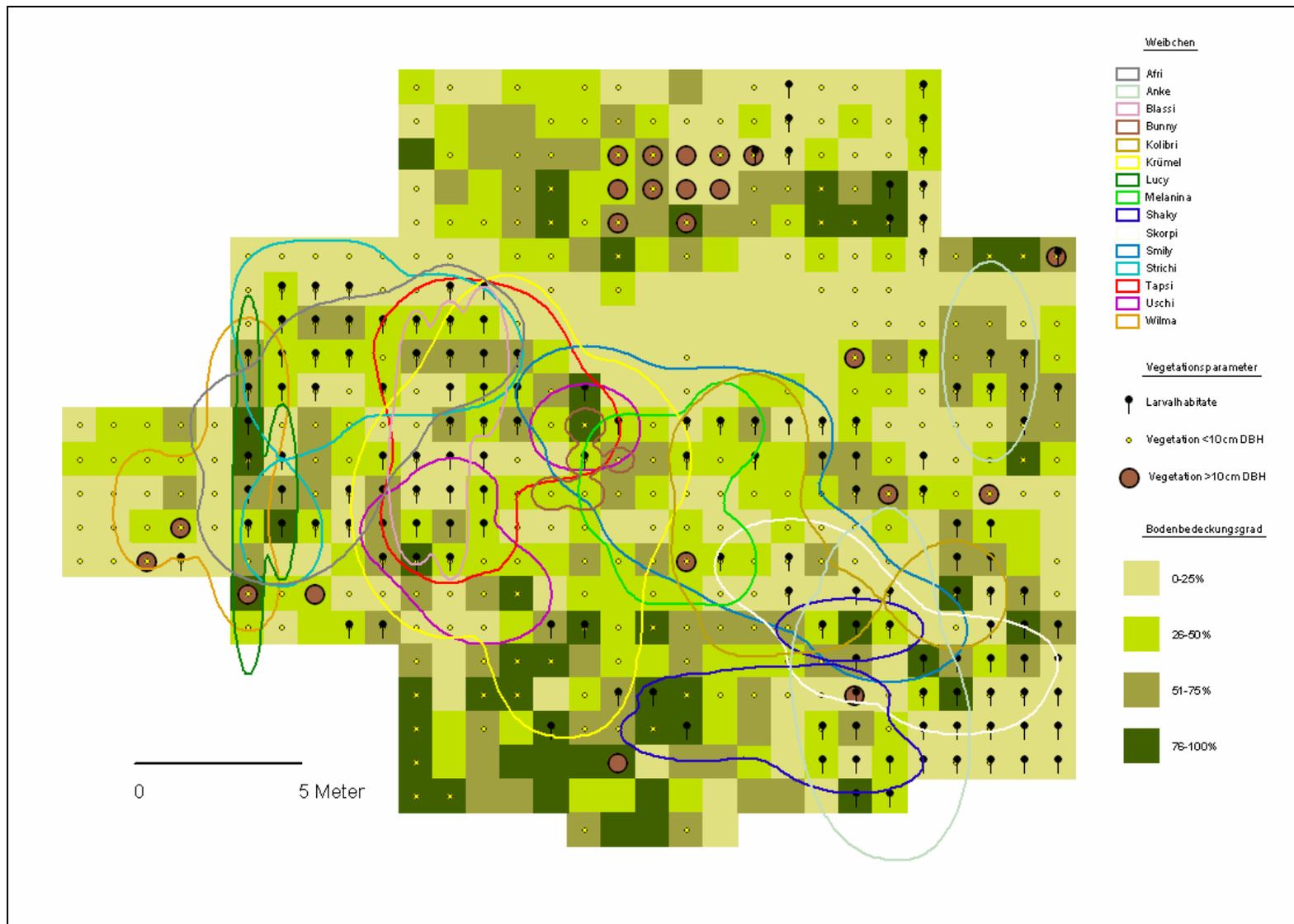
- Pröhl, H., *et al.* (2007). Geographic variation in male sexual signals in strawberry poison frogs (*Dendrobates pumilio*). *Ethology*, 113: 825-837.
- Pröhl, H. , Hödl, W. (1999). Parental investment, potential reproductive rates, and mating system in the strawberry dart-poison frog, *Dendrobates pumilio*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46: 215-220.
- Real, L. (1990). Search theory and mate choice. I. Models of single-sex discrimination. *American Naturalist*, 136: 376-405.
- Reid, M. L. , Stamps, J. A. (1997). Female mate choice tactics in a resource-based mating system: Field tests of alternative models. *American Naturalist*, 150: 98-121.
- Rintamaki, P. T., *et al.* (1995). Mate sampling behavior of black grouse females (*Tetrao tetrix*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37: 209-215.
- Robertson, J. G. M. (1986a). Female choice, male strategies and the role of vocalizations in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Animal Behaviour*, 34: 773-784.
- Robertson, J. G. M. (1986b). Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Animal Behaviour*, 34: 763-772.
- Rodgers, A. R. , Carr, A. P. (1998). HRE: the home range extension for ArcView. User's manual. Thunder Bay, Ontario, Canada: Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Ontario Ministry of Natural Resources.
- Roithmair, M. E. (1994). Male territoriality and female mate selection in the dart-poison frog *Epipedobates trivittatus* (Dendrobatidae, Anura). *Copeia*: 107-115.
- Rosenqvist, G. , Houde, A. (1997). Prior exposure to male phenotypes influences mate choice in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Behavioral Ecology*, 8: 194-198.
- Rowe, L. , Scudder, G. (1990). Reproductive rate and longevity in the water strider *Gerris buenoi*. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 399-402.
- Ryan, M. J. (1988a). Constraints and patterns in the evolution of anuran communication. In: *The evolution of the amphibian auditory system*. Fritsch, B., *et al.* (Eds.). New York: John Wiley and Sons.
- Ryan, M. J. (1988b). Energy, calling and selection. *American Zoologist*, 28: 885.
- Ryan, M. J. (1990). Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 7: 159-195.
- Ryan, M. J. , Rand, A. S. (1993). Sexual selection and signal evolution: the ghost of biases past. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 340: 187-195.
- Savage, J. M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica: A herpetofauna between two continents, between two seas*. The University of Chicago Press.

- Schoener, T. W. (1983). Simple Models of optimal feeding-territory size: a reconciliation. *American Naturalist*, 121: 608-629.
- Schuster, S. M. , Wade, M. J. (2003). Mating systems and strategies. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Seaman, D. E., *et al.* (1999). Effects of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management*, 63: 739-747.
- Silverman, B. W. (1986). Density estimation for statistics and data analysis. London, England: Chapman and Hall, Limited.
- Slagsvold, T. , Dale, S. (1991). Mate choice models: can cost of searching and cost of courtship explain mating patterns of female pied flycatchers? *Ornis Scandinavica*, 22: 319-326.
- Souroukis, K. , Murray, A. (1995). Female mating behaviour in the field cricket, *Gryllus pennsylvanicus* (Orthoptera: Gryllidae) at different operational sex ratios. *Journal of Insect Behavior*, 8: 269-279.
- Stewart, K. M., *et al.* (2005). Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. *Oecologia*, 143: 85–93.
- Sullivan, B. K. (1989). Desert environments and the structure of anuran mating systems. *J. Arid Environments*, 17: 175.
- Sullivan, B. K., Ryan, M. J. , Verrell, P. A. (1995). Female choice and mating system structure. In: *Amphibian Biology*: 469–517. Heatwole, H. , Sullivan, B. K. (Eds.). Surrey Beatty, Chipping Norton.
- Sullivan, M. S. (1990). Assessing female choice for mates when the males characters vary during the sampling period. *Animal Behaviour*, 40: 780-782.
- Sullivan, M. S. (1994). Mate choice as an information gathering process under time constraint: implications for behaviour and signal design. *Animal Behaviour*, 47: 141-151.
- Summers, K. (1989). Sexual selection and intra-female competition in the green poison-dart frog, *Dendrobates auratus*. *Animal Behaviour*, 37: 797-805.
- Summers, K. (1992a). Dart-poison frogs and the control of sexual selection. *Ethology*, 91: 89-107.
- Summers, K. (1992b). Mating strategies in two species of dart-poison frogs: a comparative study. *Animal Behaviour*, 43: 907-919.
- Summers, K. (2000). Mating and aggressive behavior in dendrobatid frogs from Corcovado National Park, Costa Rica: a comparative study. *Behaviour*, 137: 7-24.

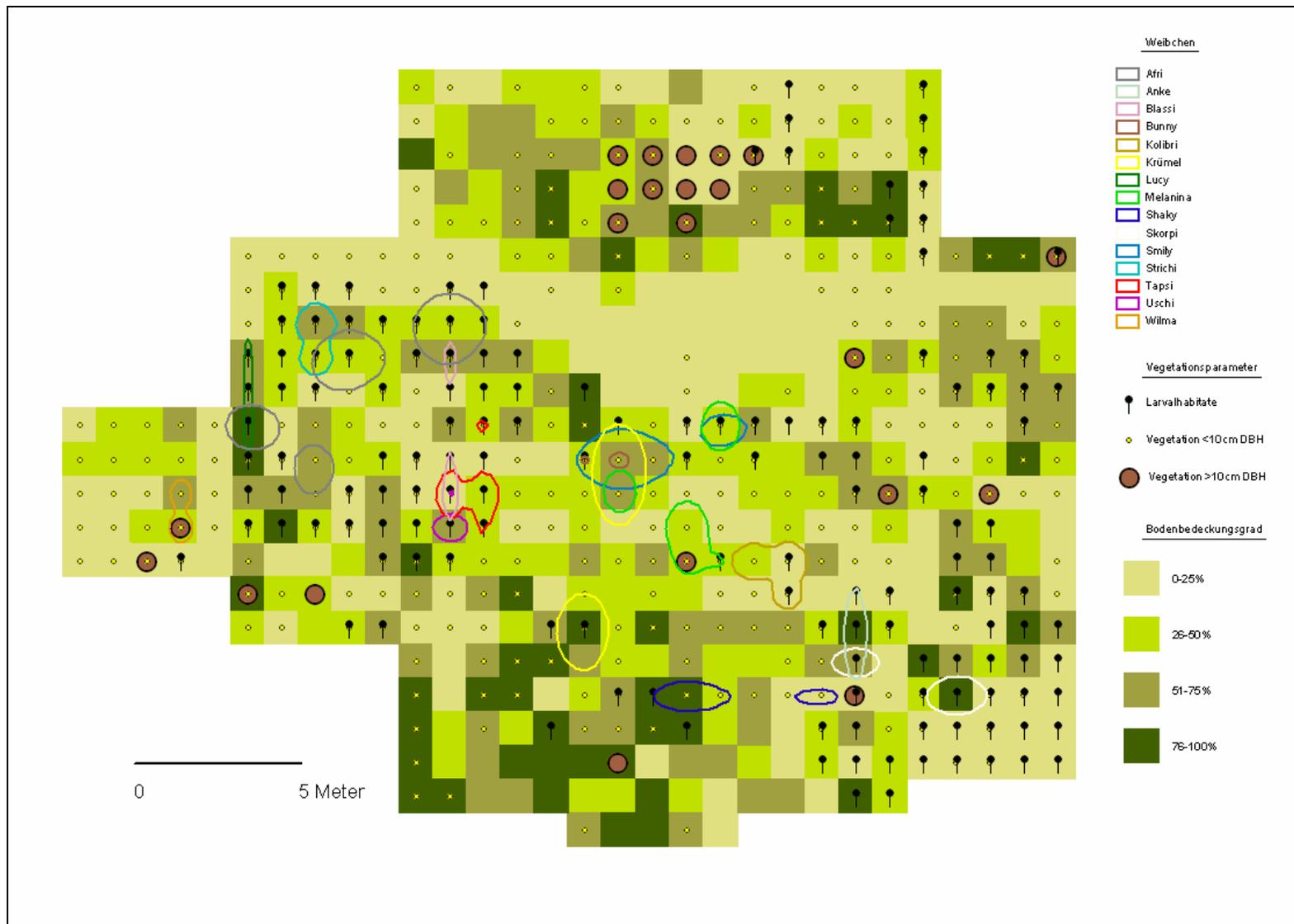
- Summers, K., *et al.* (1997). Phenotypic and genetic divergence in three species of dart-poison frogs with contrasting parental behavior. *J. Hered.*, 88: 8-13.
- Summers, K., *et al.* (1999). Visual mate choice in poison frogs. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 266: 2141-2145.
- Taigen, T. L. , Wells, K. D. (1985). Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 155: 163-170.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man*: 136-179. Campbell, B. G. (Ed.). Chicago: Aldine Press.
- Wagner, W. E., Jr. (1989). Graded aggressive signals in blanchard cricket frog - vocal responses to opponent proximity and size. *Animal Behaviour*, 38: 1025-1038.
- Wagner, W. E., Jr. (1992). Deceptive or honest signalling of fighting ability? A test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs. *Animal Behaviour*, 44: 449-462.
- Watson, A. , Moss, R. (1972). A current model of population dynamics in red grouse. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, 15th: 134-149.
- Welch, A. M., Semlitsch, R. D. , Gerhardt, H. C. (1998). Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science*, 280: 1928-1930.
- Wells, K. D. (1977). The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25: 666–693.
- Wells, K. D. (1980a). Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6: 199-209.
- Wells, K. D. (1980b). Social behavior and communication of a dendrobatid (*Colostethus trinitatis*). *Herpetologica*: 189–199.
- Wells, K. D. (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Weygoldt, P. (1980). Complex brood care and reproductive behavior in captive poison-arrow frogs, *Dendrobates pumilio* O. Schmidt. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 329-332.
- Weygoldt, P. (1987). Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia, Anura, Dendrobatidae). *Zeitschrift Fur Zoologische Systematik Und Evolutionsforschung*, 25: 51-67.

- Wiegmann, D. D., Mukhopadhyay, K. , Real, L. A. (1999). Sequential search and the influence of male quality on female mating decisions. *Journal of Mathematical Biology*, 39: 193-216.
- Wiegmann, D. D., *et al.* (1996). Some distinguishing features of models of search behavior and mate choice. *American Naturalist*, 147: 188-204.
- Wilkinson, G. S., Presgraves, D. C. , Crymes, L. (1998). Male eye span in stalk-eyed flies indicates genetic quality by meiotic drive suppression. *Nature*, 391: 276-279.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology*. Belknap Press of Harvard University Press.
- Wittenberger, J. F. (1983). Tactics of mate choice. In: *Mate choice*: 435-447. Bateson, P. (Ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Worton, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70: 164-168.
- Wronski, T. , Plath, M. (2006). Mate availability and intruder pressure as determinants of territory size in male bushbuck (*Tragelaphus scriptus*). *Acta Ethol.*, 9: 37-42.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53: 205.
- Zahavi, A. (1977). The costs of honesty (further remarks on the handicap principle. *J. Theor. Biol.*, 67: 603.
- Zimmermann, E. (1990). Behavioral signals and reproduction modes in the neotropical frog family Dendrobatidae. In: *Fortschritte der Zoologie*: 61-73.). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Zimmermann, H. , Zimmermann, E. (1988). Etho-Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen. *Salamandra*, 24: 125-160.

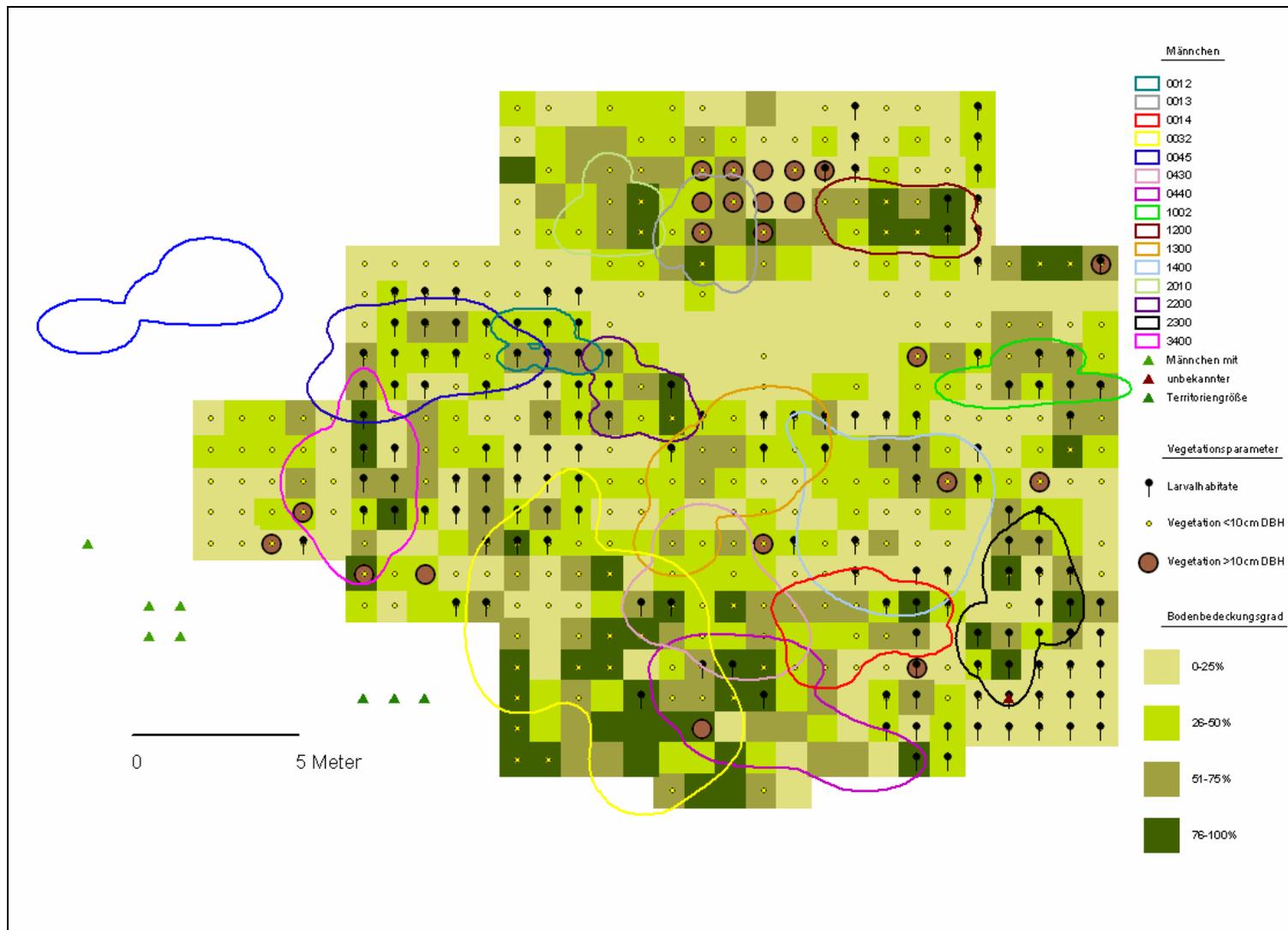
Anhang



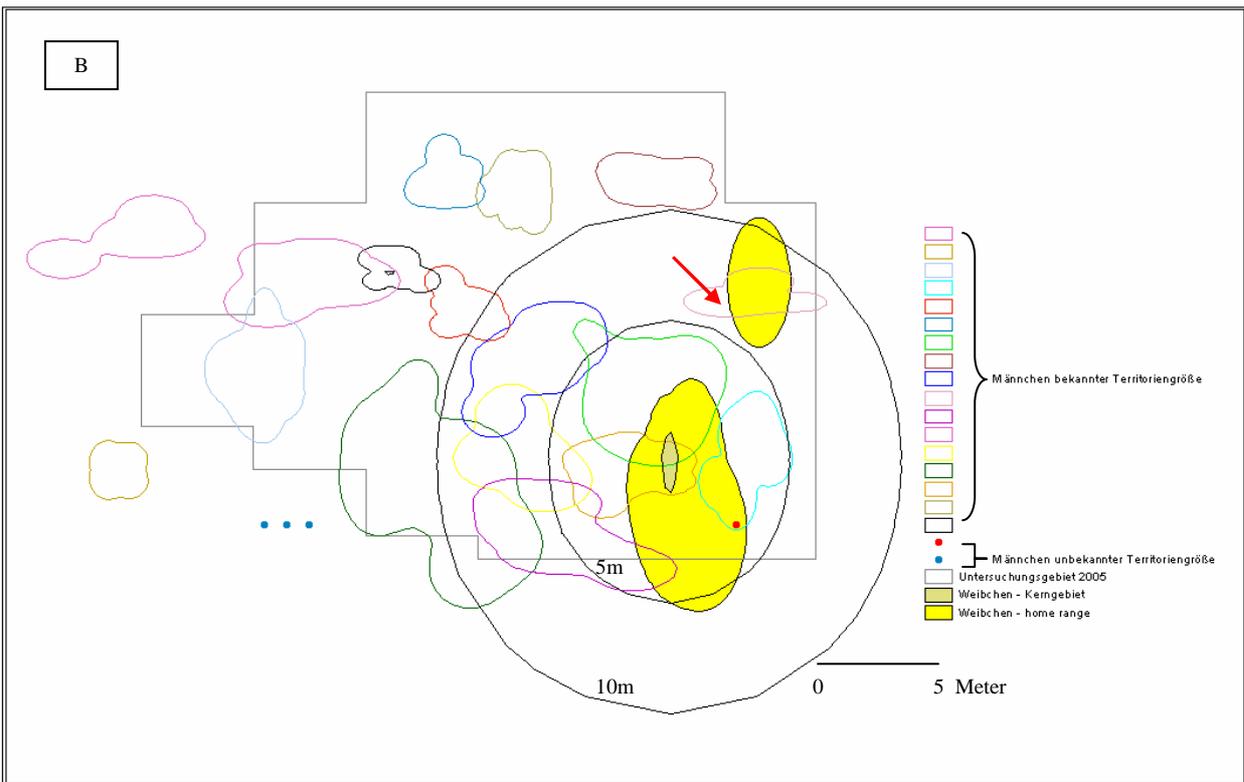
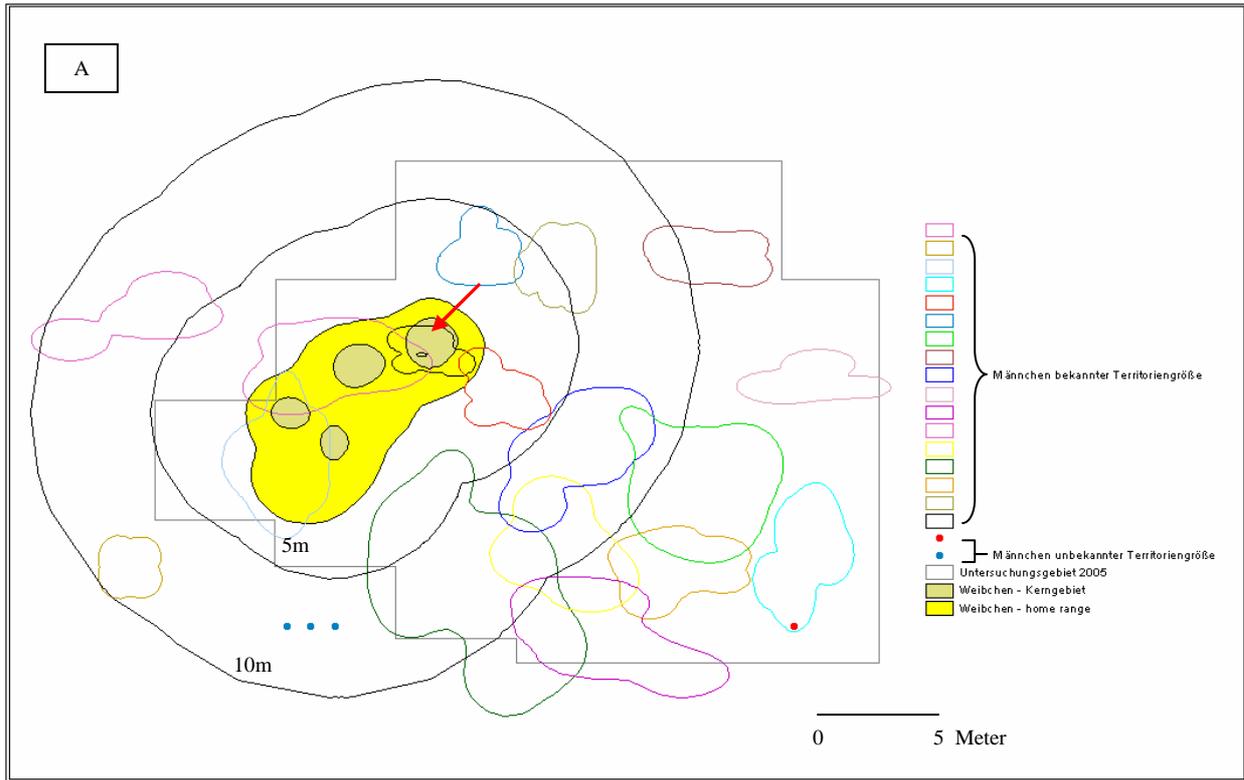
Anhang I A. Positionen der Home Ranges (berechnet mittels adaptiver Kernel Methode, Dichtefunktion über 95% der Positionsdaten) aller Untersuchungsweibchen sowie Verteilung der Vegetation im Untersuchungsgebiet. Einteilung des Untersuchungsgebietes erfolgte in 1m² - Quadraten. DBH = Durchmesser in Brusthöhe



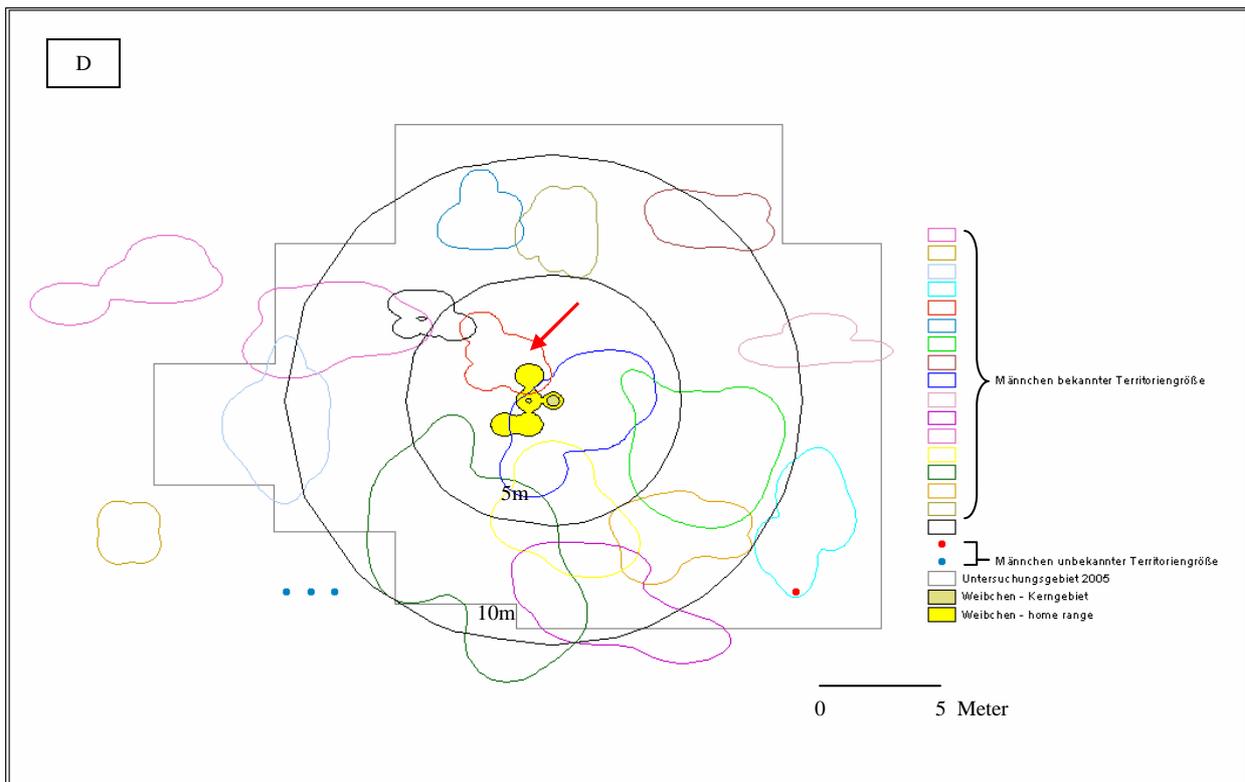
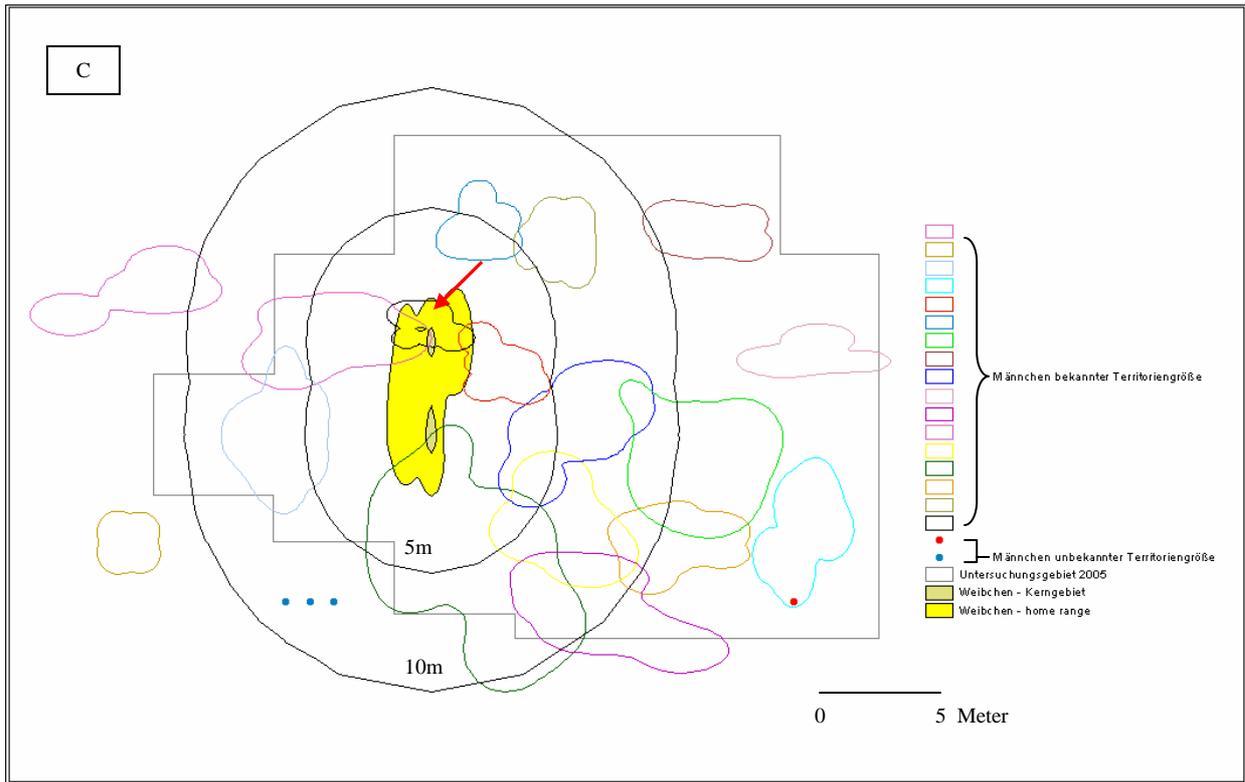
Anhang I B. Positionen der Kerngebiete (berechnet mittels adaptiver Kernel Methode, Dichtefunktion über 50% der Positionsdaten) aller Untersuchungsweibchen sowie Verteilung der Vegetation im Untersuchungsgebiet. Einteilung des Untersuchungsgebietes erfolgte in 1m² - Quadraten. DBH = Durchmesser in Brusthöhe. Überlappungen der Kerngebiete sind wahrscheinlich ein Artefakt der Datenaufnahme: 1. die Weibchen wurden nacheinander und nicht gleichzeitig beobachtet und 2. die Genauigkeit der Positionsbestimmung betrug $\pm 1\text{m}$.



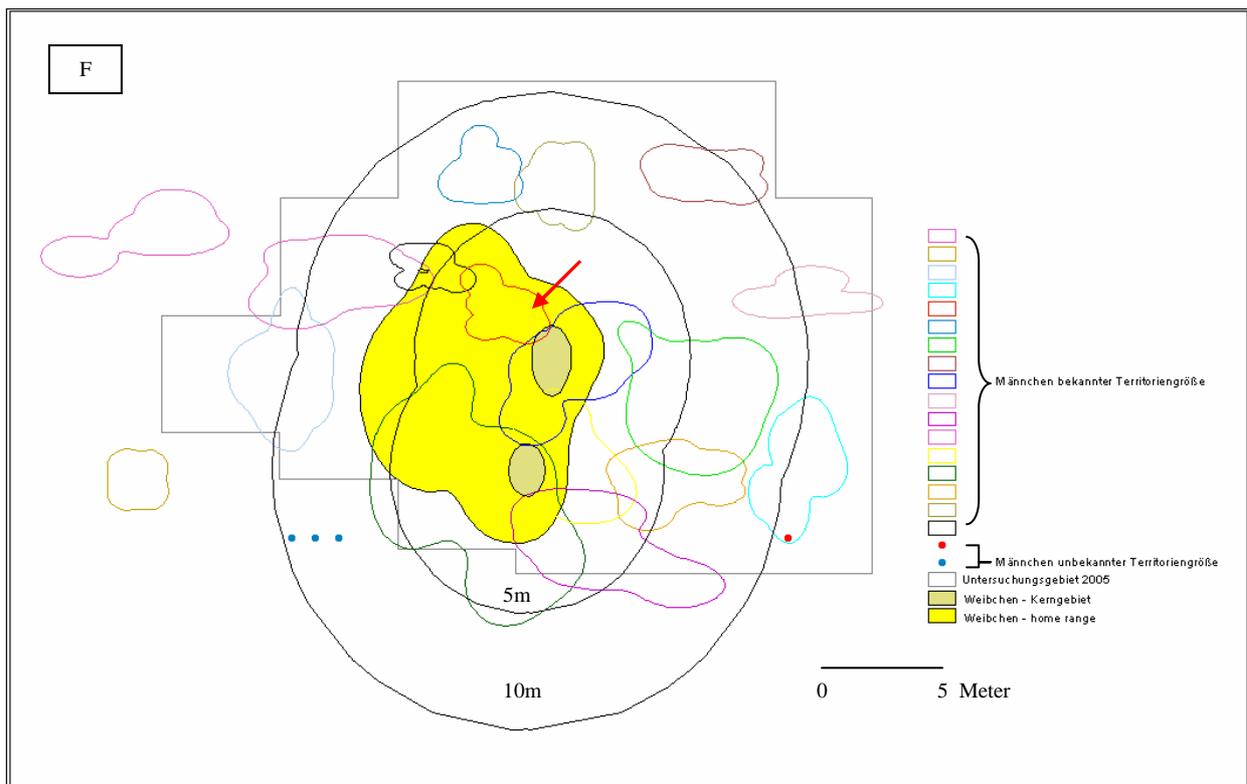
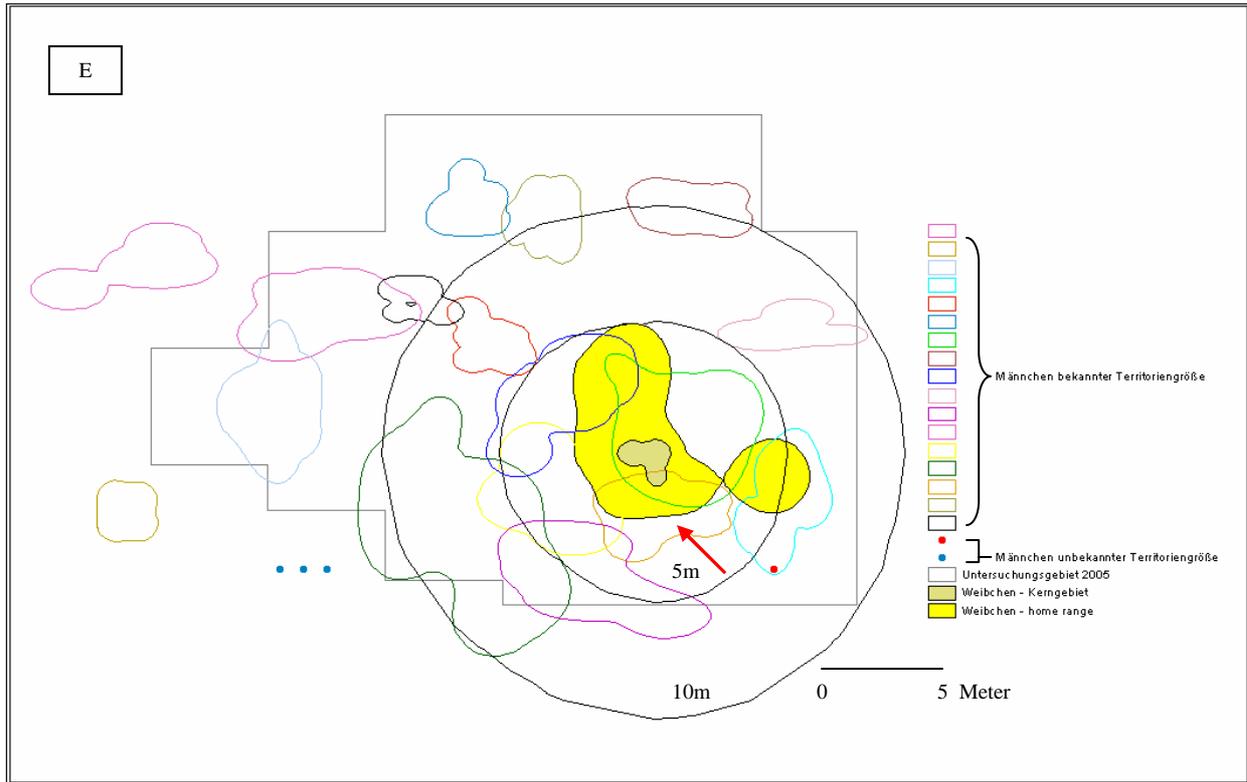
Anhang I C. Positionen der Territorien aller Männchen (berechnet mittels adaptiver Kernel Methode, Dichtefunktion über 95% der Positionsdaten, Territoriumsverschiebungen im Verlauf des Untersuchungszeitraumes wurden nicht berücksichtigt) sowie Verteilung der Vegetation im Untersuchungsgebiet. Einteilung des Untersuchungsgebietes erfolgte in 1m² - Quadraten. DBH = Durchmesser in Brusthöhe. Männchen 0045 wechselte zwischen verschiedenen Gebieten und wies alternative Paarungstaktiken im Territorium des Männchens 0012 auf. Das Männchen 0430 versuchte, ein Territorium zu etablieren (begleitet von Kämpfen mit den Nachbarn 0032, 0440 und 0014) und verschwand nach 6 Tagen wieder.



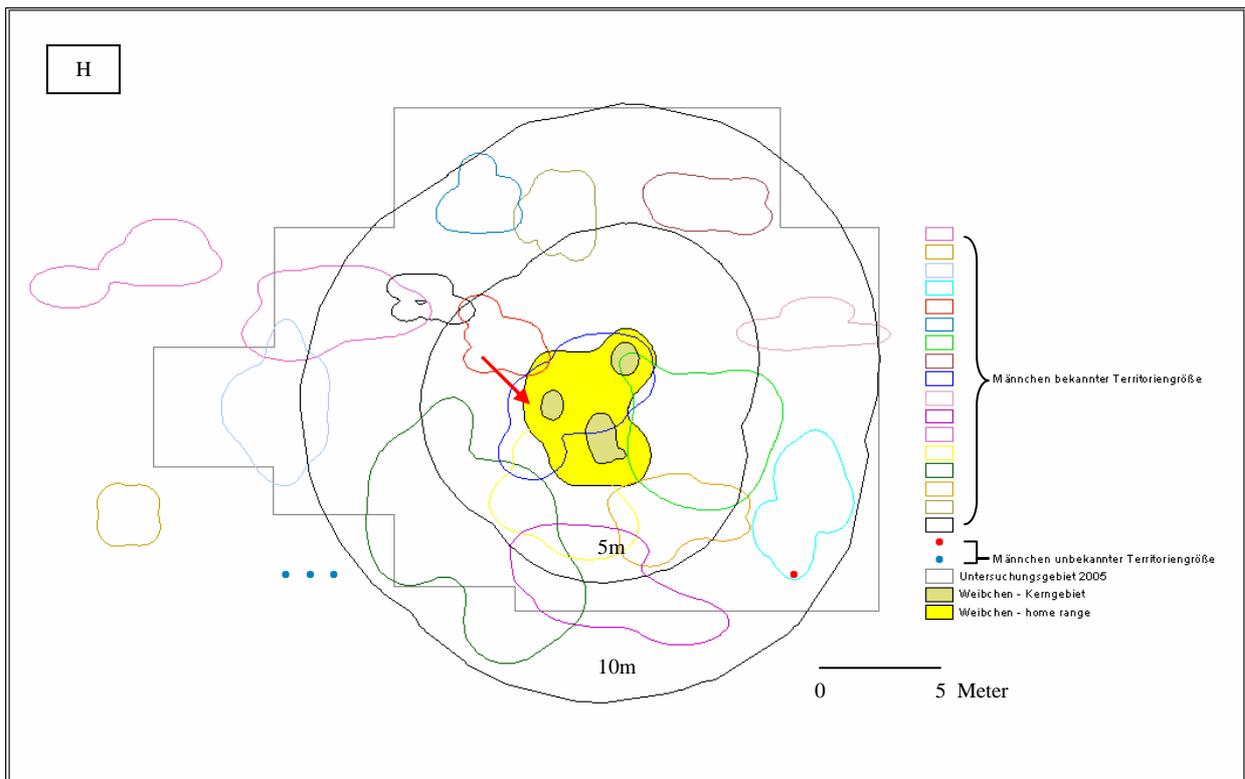
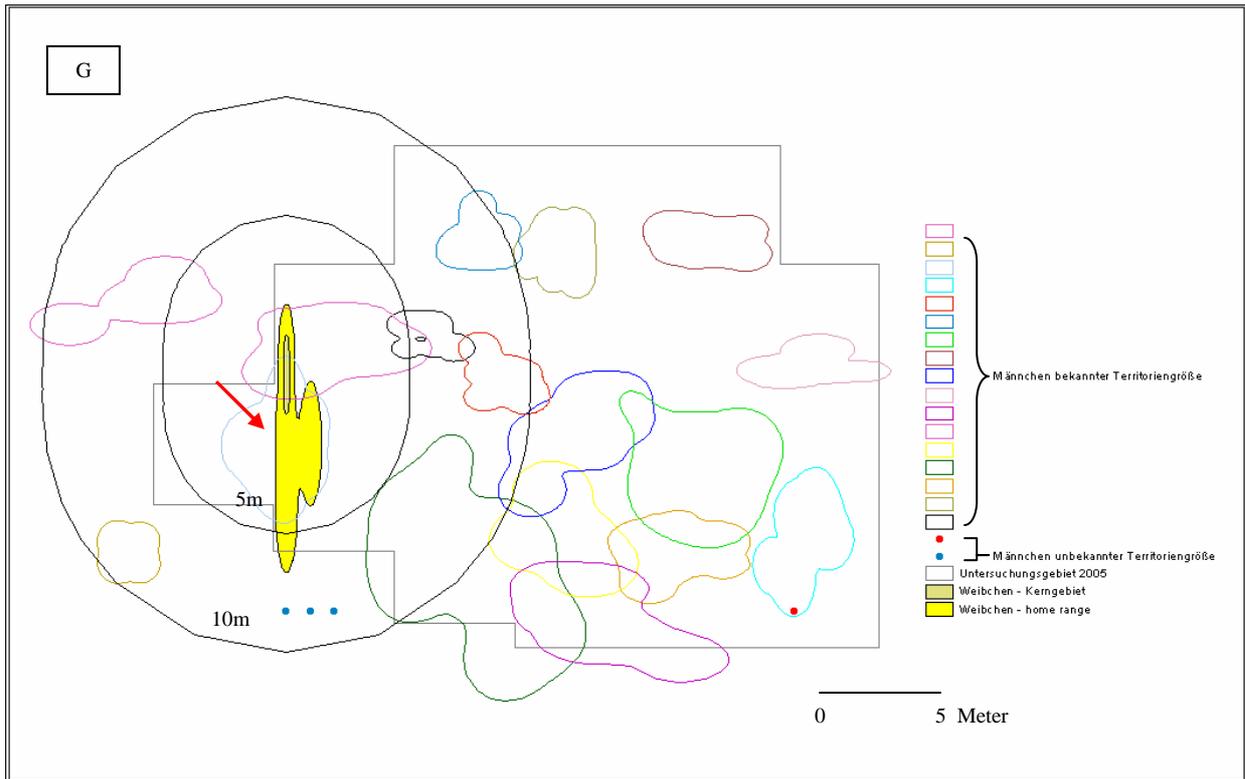
Anhang II A - O: Positionen des 95% - Home Ranges sowie des Kerngebietes (50%) des jeweiligen Untersuchungsweibchens (berechnet mittels adaptiver Kernel Methode) und des 95% - Territoriums aller Männchen im Untersuchungsgebiet (Territoriumsverschiebungen im Verlauf des Untersuchungszeitraumes wurden nicht berücksichtigt). Die Ringe stellen einen 5 bzw. 10m großen Radius um das Kerngebiet des jeweiligen Weibchens dar. Der rote Pfeil kennzeichnet das Territorium des vom Weibchen als Paarungspartner gewählten Männchens.



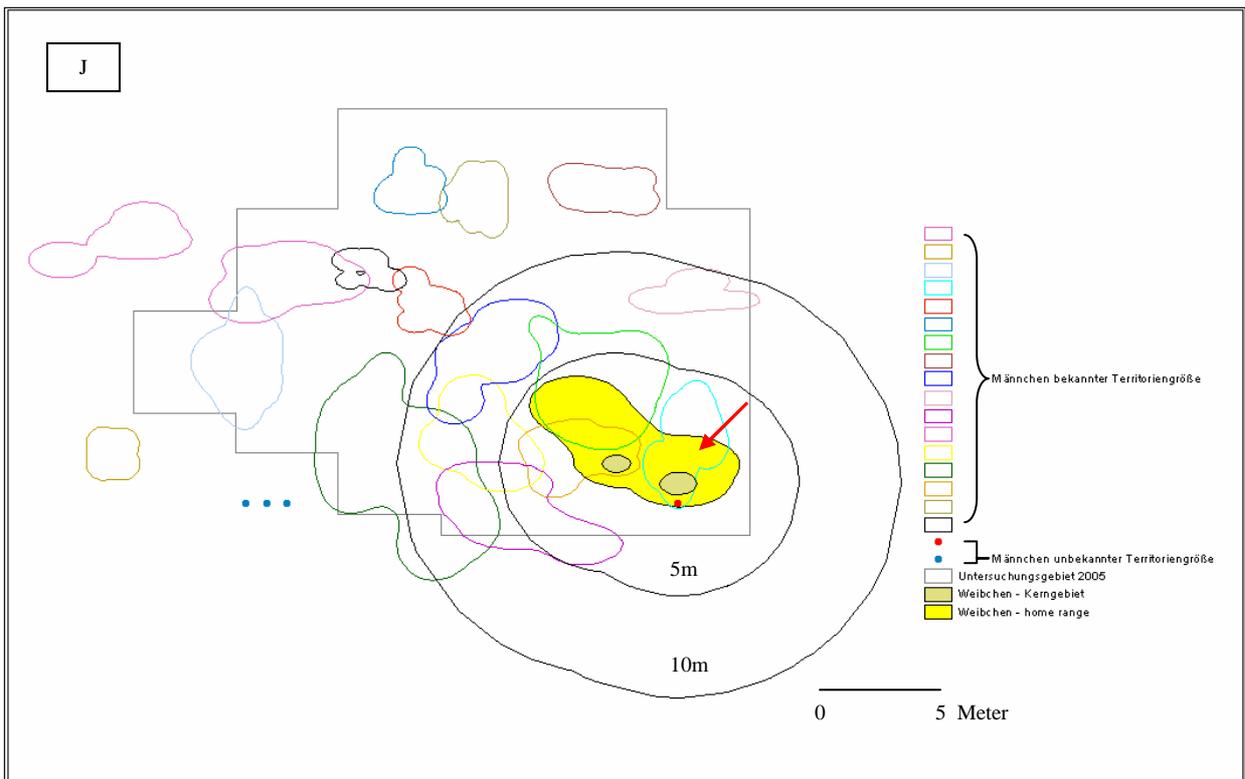
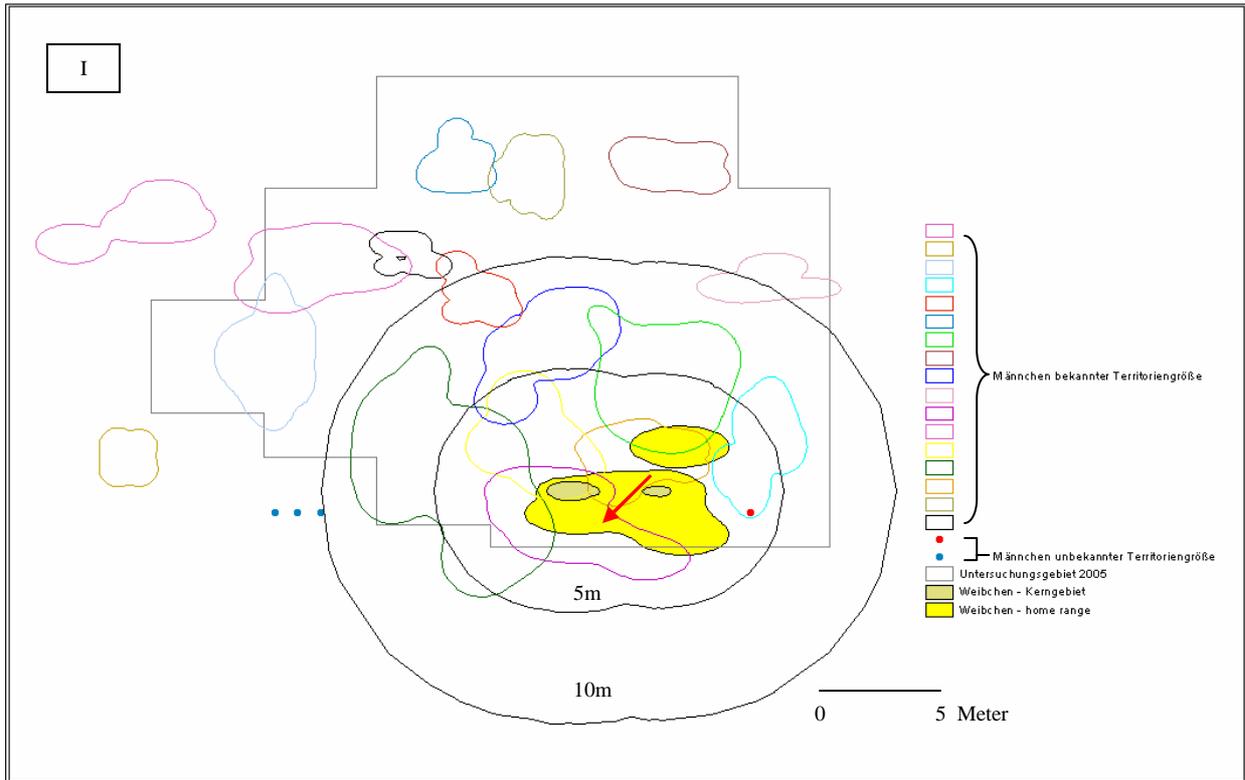
Anhang II A - O: Positionen des 95% - Home Ranges sowie des Kerngebietes (50%) des jeweiligen Untersuchungsweibchens (berechnet mittels adaptiver Kernel Methode) und des 95% - Territoriums aller Männchen im Untersuchungsgebiet (Territoriumsverschiebungen im Verlauf des Untersuchungszeitraumes wurden nicht berücksichtigt). Die Ringe stellen einen 5 bzw. 10m großen Radius um das Kerngebiet des jeweiligen Weibchens dar. Der rote Pfeil kennzeichnet das Territorium des vom Weibchen als Paarungspartner gewählten Männchens.



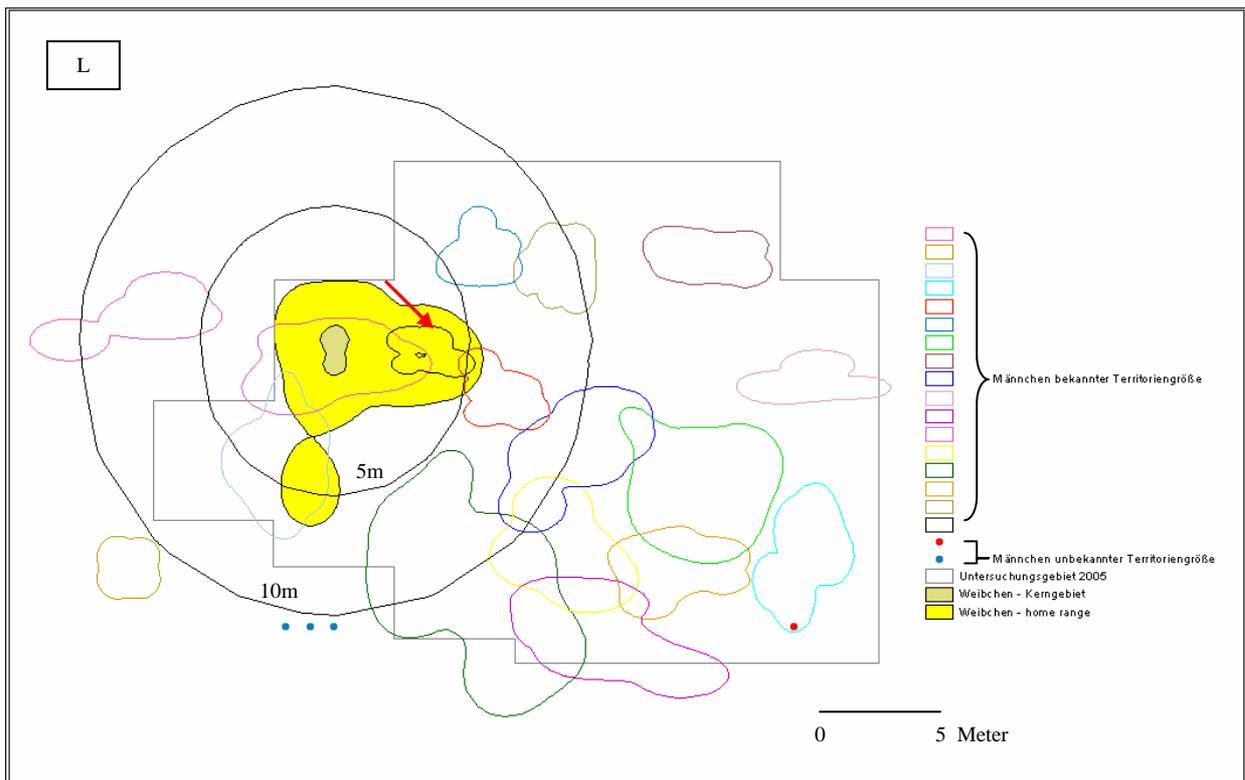
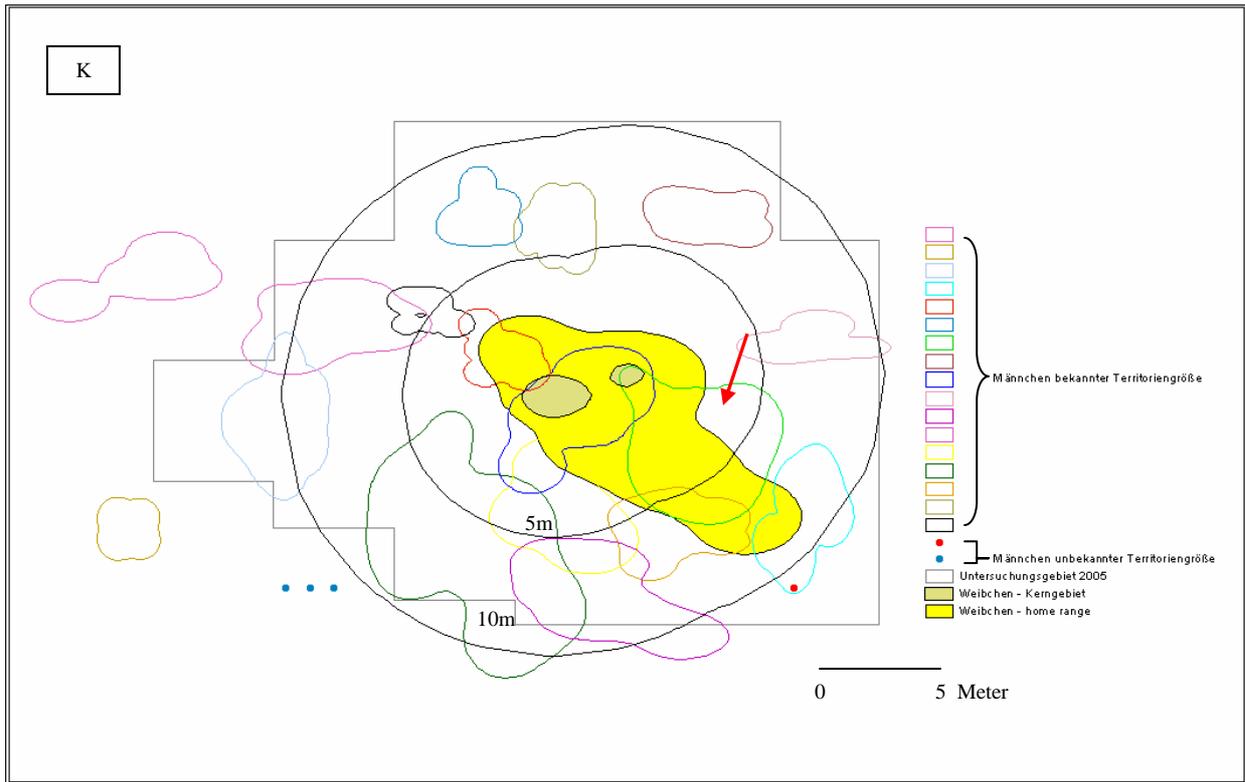
Anhang II A - O: Positionen des 95% - Home Ranges sowie des Kerngebietes (50%) des jeweiligen Untersuchungsweibchens (berechnet mittels adaptiver Kernel Methode) und des 95% - Territoriums aller Männchen im Untersuchungsgebiet (Territoriumsverschiebungen im Verlauf des Untersuchungszeitraumes wurden nicht berücksichtigt). Die Ringe stellen einen 5 bzw. 10m großen Radius um das Kerngebiet des jeweiligen Weibchens dar. Der rote Pfeil kennzeichnet das Territorium des vom Weibchen als Paarungspartner gewählten Männchens.



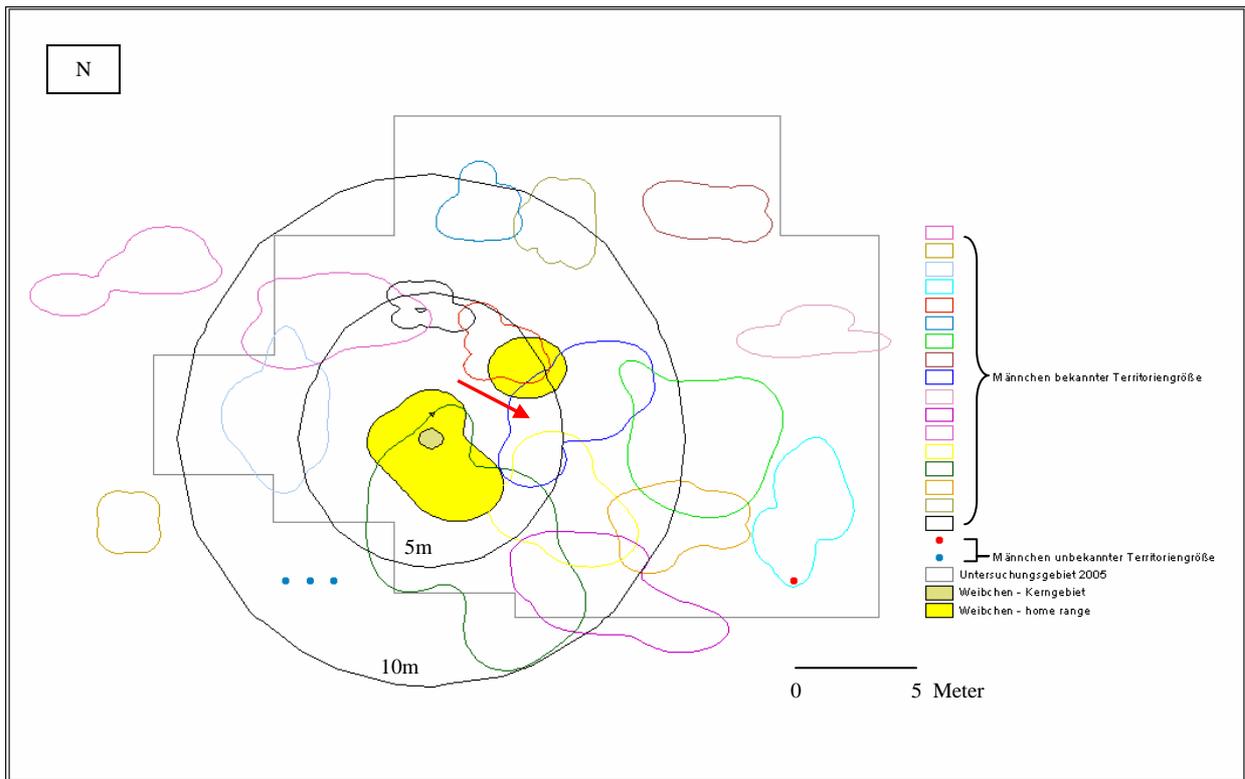
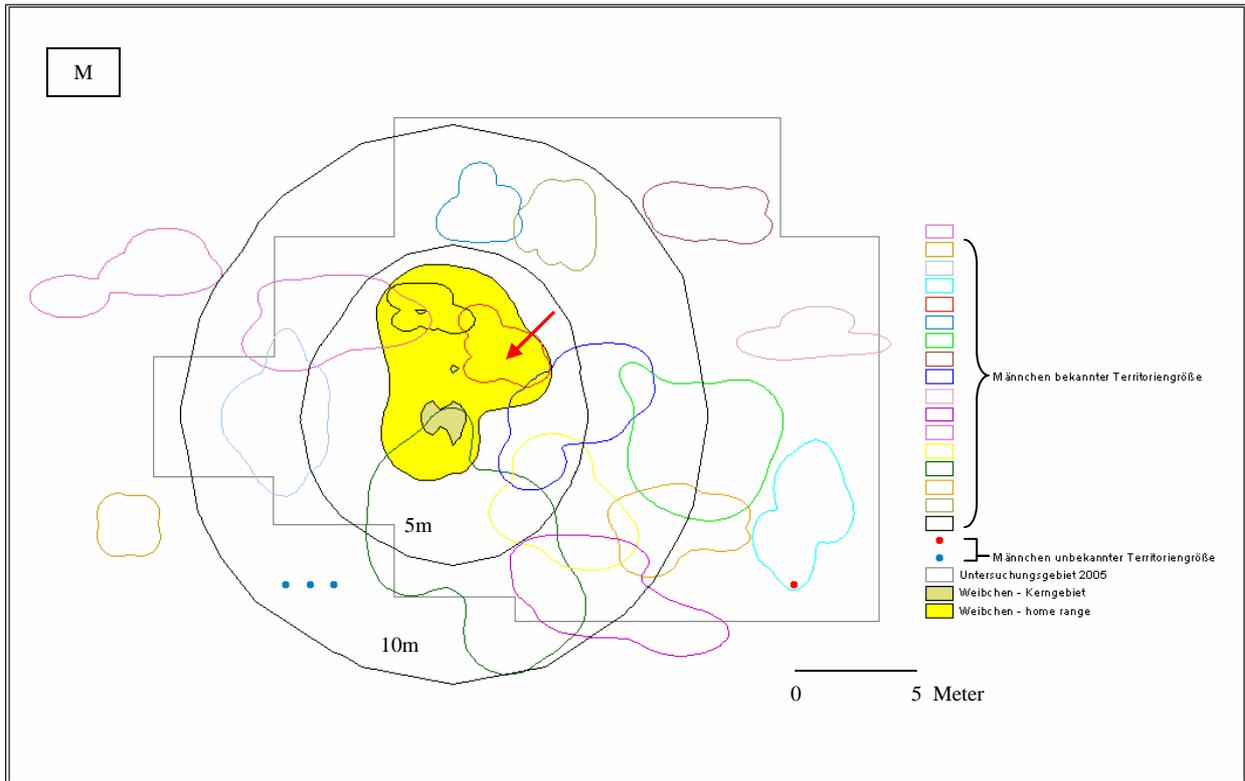
Anhang II A - O: Positionen des 95% - Home Ranges sowie des Kerngebietes (50%) des jeweiligen Untersuchungsweibchens (berechnet mittels adaptiver Kernel Methode) und des 95% - Territoriums aller Männchen im Untersuchungsgebiet (Territoriumsverschiebungen im Verlauf des Untersuchungszeitraumes wurden nicht berücksichtigt). Die Ringe stellen einen 5 bzw. 10m großen Radius um das Kerngebiet des jeweiligen Weibchens dar. Der rote Pfeil kennzeichnet das Territorium des vom Weibchen als Paarungspartner gewählten Männchens.



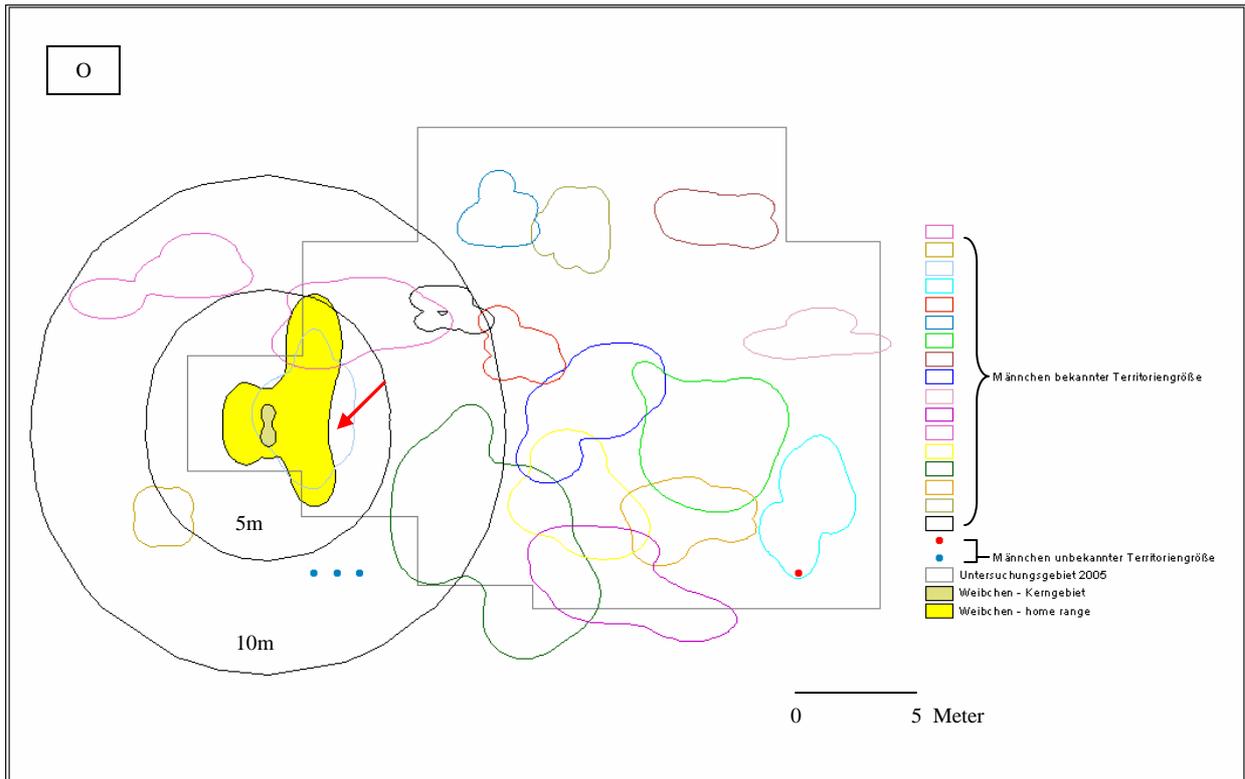
Anhang II A - O: Positionen des 95% - Home Ranges sowie des Kerngebietes (50%) des jeweiligen Untersuchungsweibchens (berechnet mittels adaptiver Kernel Methode) und des 95% - Territoriums aller Männchen im Untersuchungsgebiet (Territoriumsverschiebungen im Verlauf des Untersuchungszeitraumes wurden nicht berücksichtigt). Die Ringe stellen einen 5 bzw. 10m großen Radius um das Kerngebiet des jeweiligen Weibchens dar. Der rote Pfeil kennzeichnet das Territorium des vom Weibchen als Paarungspartner gewählten Männchens.



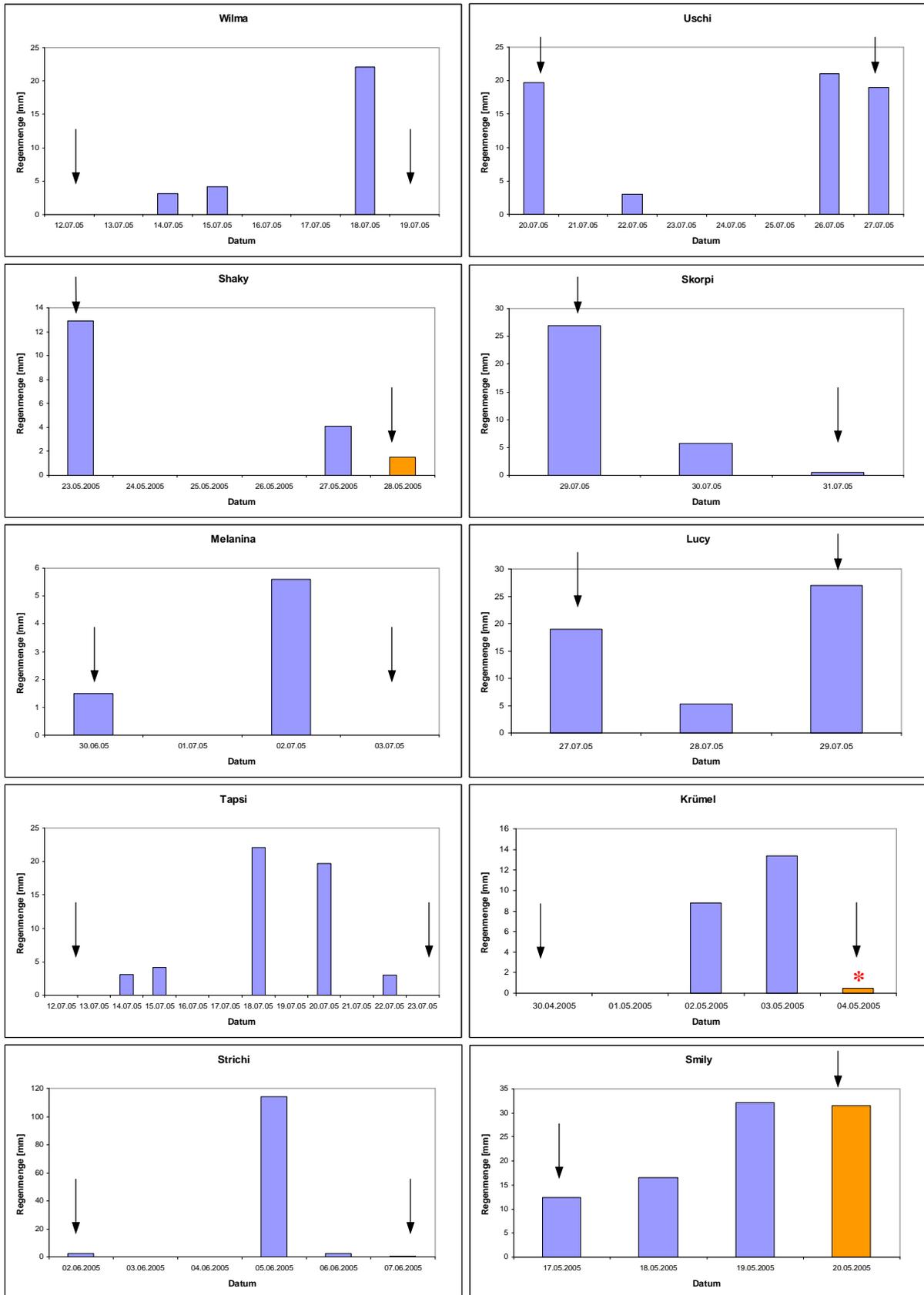
Anhang II A - O: Positionen des 95% - Home Ranges sowie des Kerngebietes (50%) des jeweiligen Untersuchungsweibchens (berechnet mittels adaptiver Kernel Methode) und des 95% - Territoriums aller Männchen im Untersuchungsgebiet (Territoriumsverschiebungen im Verlauf des Untersuchungszeitraumes wurden nicht berücksichtigt). Die Ringe stellen einen 5 bzw. 10m großen Radius um das Kerngebiet des jeweiligen Weibchens dar. Der rote Pfeil kennzeichnet das Territorium des vom Weibchen als Paarungspartner gewählten Männchens.



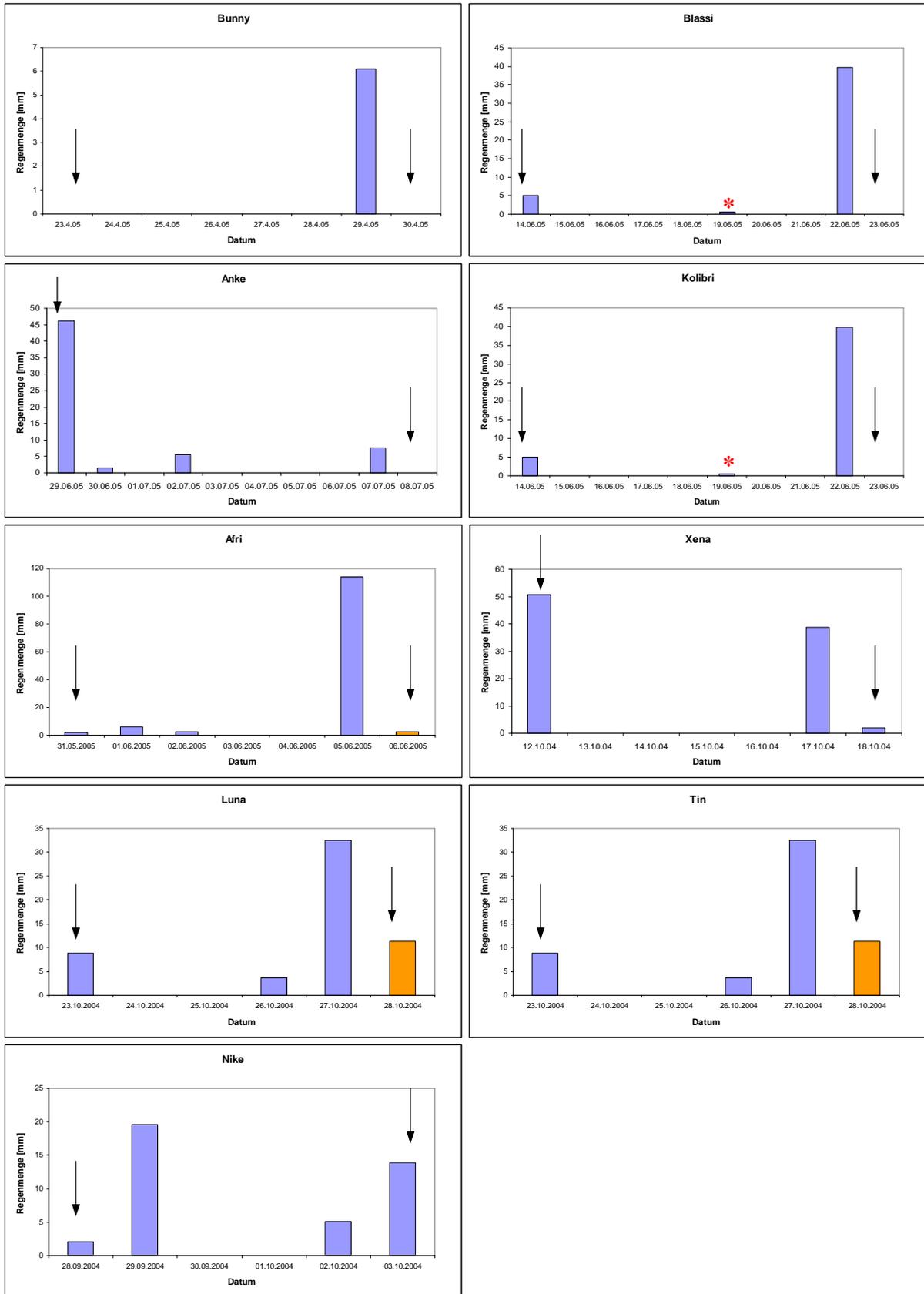
Anhang II A - O: Positionen des 95% - Home Ranges sowie des Kerngebietes (50%) des jeweiligen Untersuchungsweibchens (berechnet mittels adaptiver Kernel Methode) und des 95% - Territoriums aller Männchen im Untersuchungsgebiet (Territoriumsverschiebungen im Verlauf des Untersuchungszeitraumes wurden nicht berücksichtigt). Die Ringe stellen einen 5 bzw. 10m großen Radius um das Kerngebiet des jeweiligen Weibchens dar. Der rote Pfeil kennzeichnet das Territorium des vom Weibchen als Paarungspartner gewählten Männchens.



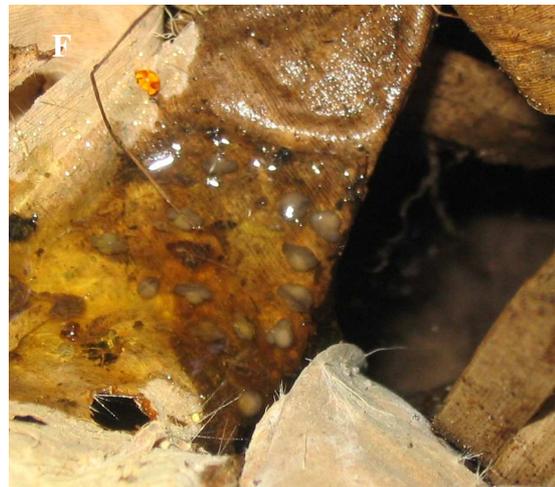
Anhang II A - O: Positionen des 95% - Home Ranges sowie des Kerngebietes (50%) des jeweiligen Untersuchungsweibchens (berechnet mittels adaptiver Kernel Methode) und des 95% - Territoriums aller Männchen im Untersuchungsgebiet (Territoriumsverschiebungen im Verlauf des Untersuchungszeitraumes wurden nicht berücksichtigt). Die Ringe stellen einen 5 bzw. 10m großen Radius um das Kerngebiet des jeweiligen Weibchens dar. Der rote Pfeil kennzeichnet das Territorium des vom Weibchen als Paarungspartner gewählten Männchens.



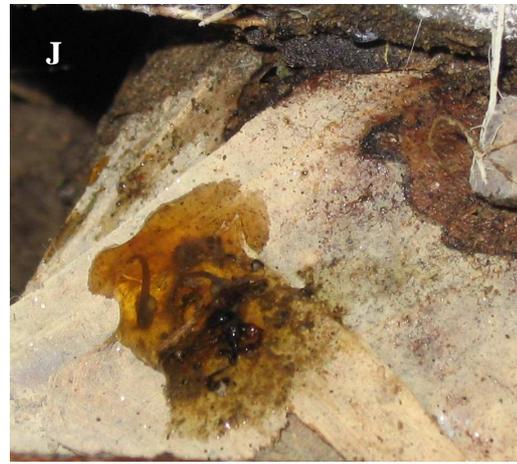
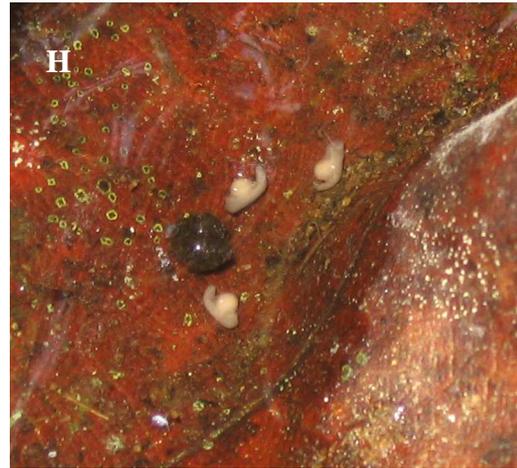
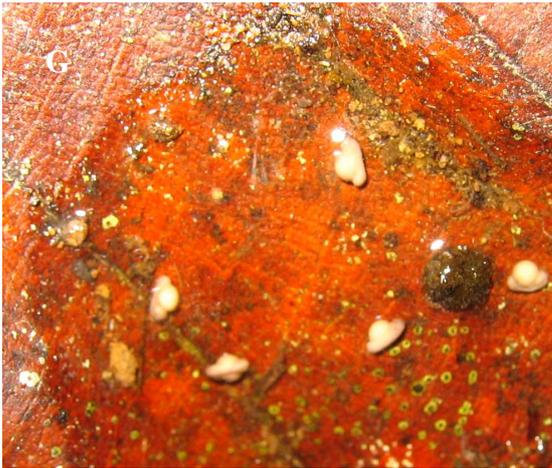
Anhang III A. Tägliche Niederschlagsmenge im Verlauf des Beobachtungszeitraumes (von einer bis zur darauffolgenden Eiablage) der jeweiligen Untersuchungsweibchen. Die Pfeile kennzeichnen den Tag der Eiablage. Durch * markierte Regenmengen sind ausschließlich nachts, d.h. außerhalb der Aktivitätszeiten der Tiere, gefallen. Orange Balken weisen darauf hin, dass der Regen erst nach der Eiablage niederging.



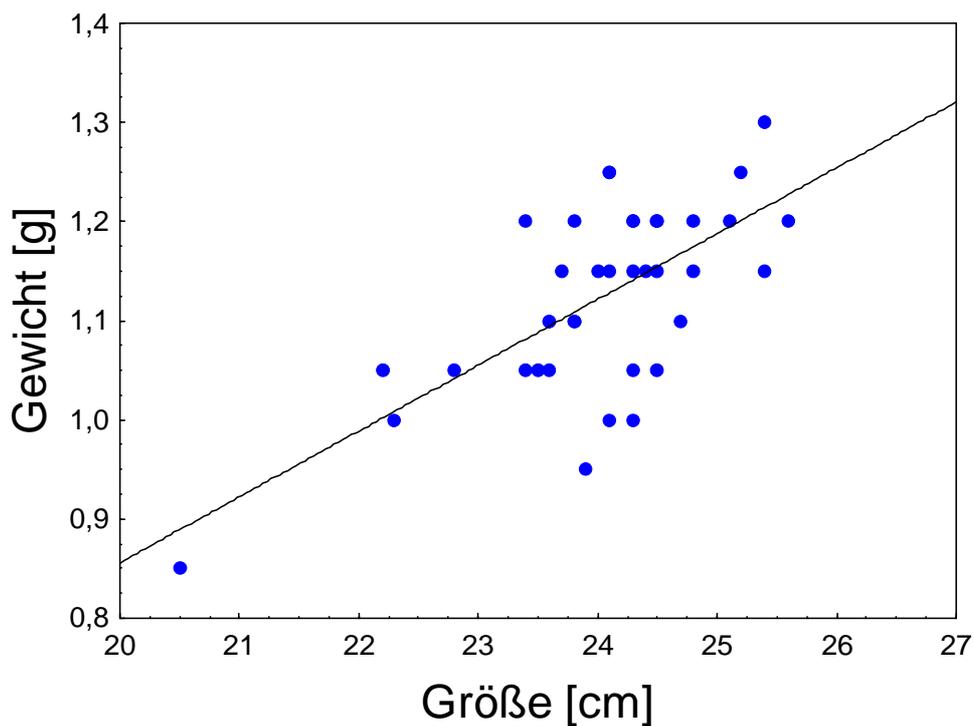
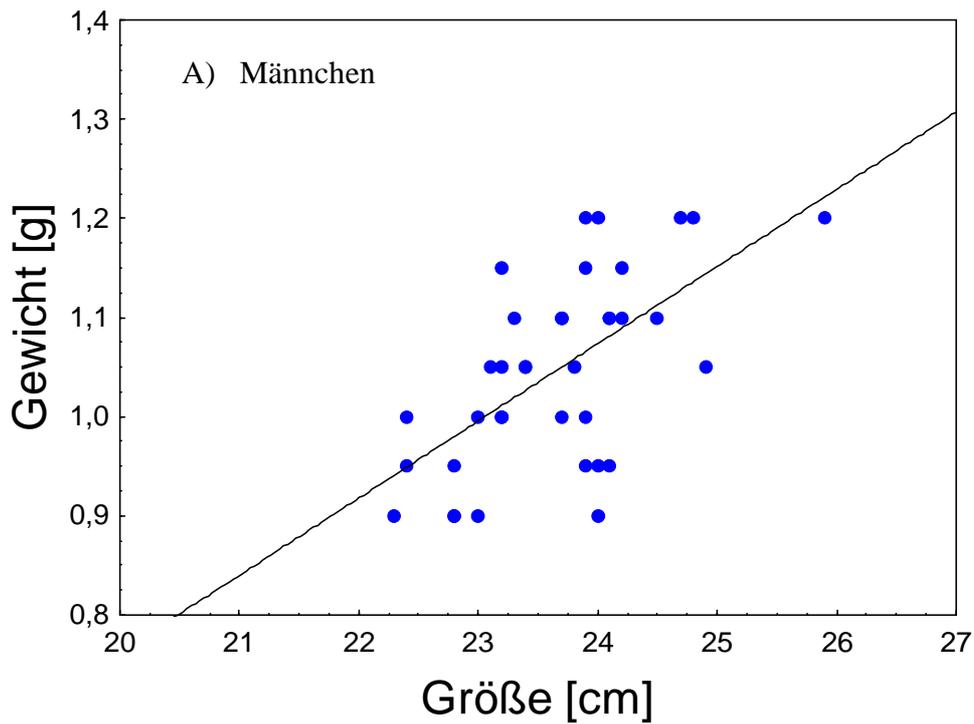
Anhang III B. Tägliche Niederschlagsmenge im Verlauf des Beobachtungszeitraumes (von einer bis zur darauf folgenden Eiablage) der jeweiligen Untersuchungsweibchen. Die Pfeile kennzeichnen den Tag der Eiablage. Durch * markierte Regenmengen sind ausschließlich nachts, d.h. außerhalb der Aktivitätszeiten der Tiere, gefallen. Orange Balken weisen darauf hin, dass der Regen erst nach der Eiablage niederging.



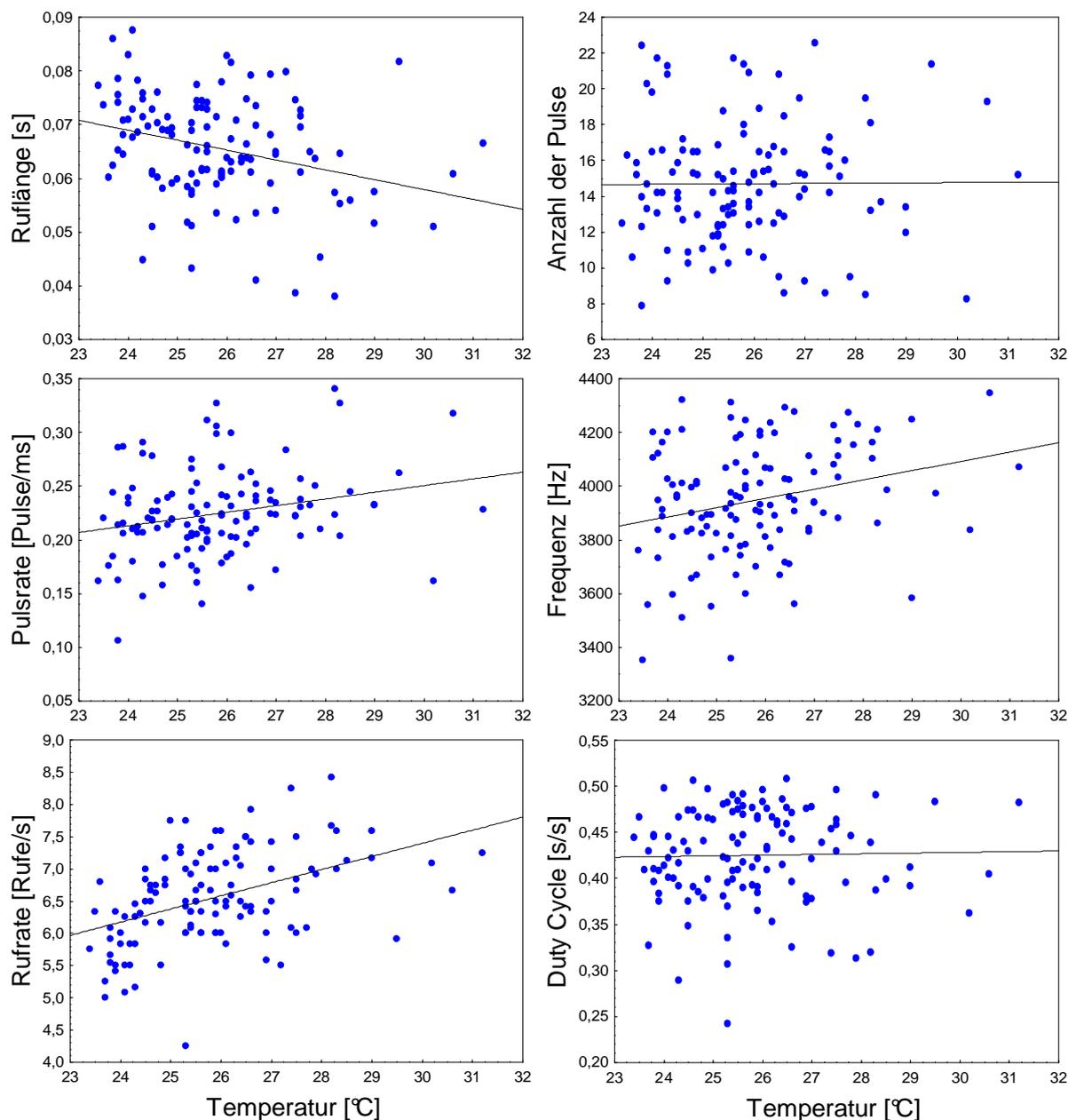
Anhang IV A und B: typische Eiablageorte von *O. pumilio*, **C:** seltenes multiples Gelege (2 nebeneinander liegende Gelege von 2 verschiedenen Weibchen, befruchtet durch das selbe Männchen), **D:** wenige Stunden altes multiples Gelege (von 3 verschiedenen Weibchen), **E:** 2 Tage altes multiples Gelege (siehe D), **F:** 5 Tage altes multiples Gelege.



Anhang IV G: 4 – 5 Tage altes Gelege, **H:** 5 - 6 Tage altes Gelege, **I:** 6 – 7 Tage altes Gelege, **J:** 7 - 8 Tage alte Larven, **K:** Ringelwürmer als Eiprädatoren, **L:** Polydesmidae (Diplopoda) in der Nähe des Geleges



Anhang V. Regression zwischen der Größe der Individuen (*O. pumilio*) und deren Gewicht. **A:** Teststatistik für die Männchen: $F = 21,50$; $R = 0,61$; $R^2 = 0,37$; $T = 4,6$; $N = 38$; $p < 0,001$. Die Gleichung der Regressionsgeraden für die Männchen lautet: $y = -0,795 + 0,078 \cdot x$. **B:** Teststatistik für die Weibchen: $F = 30,13$, $R = 0,68$; $R^2 = 0,46$; $N = 38$; $T = 5,49$; $p < 0,001$. Die Gleichung der Regressionsgeraden für die Weibchen lautet: $y = -0,471 + 0,066 \cdot x$. Die sich daraus ergebenden Residuen wurden für die Berechnung der Kondition eines jeden Männchen bzw. Weibchens verwendet.



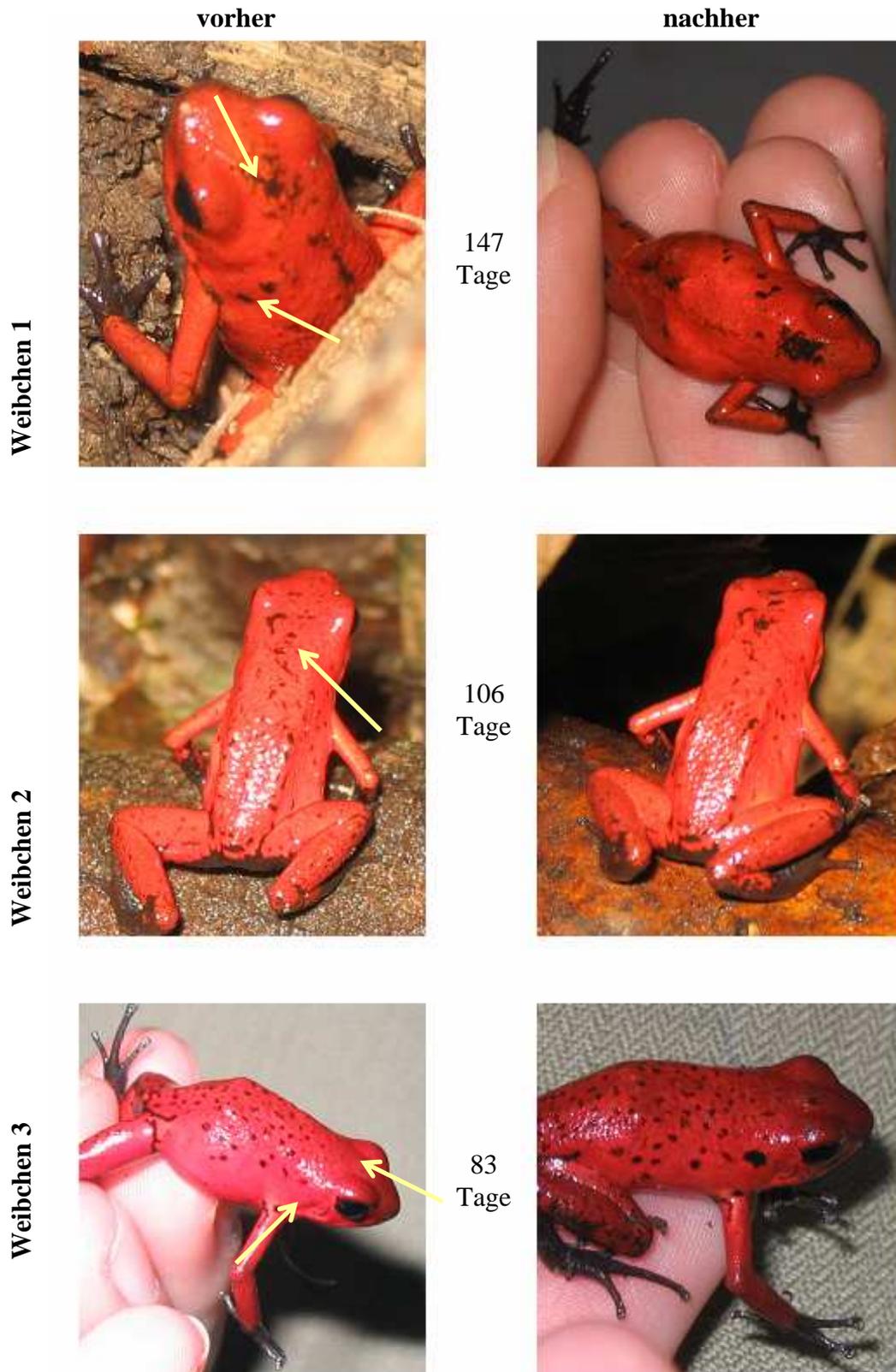
Anhang VI A. Lineare Regression zwischen einzelnen Rufparametern männlicher Erdbeerfröschen und der herrschenden Lufttemperatur. $N = 12$ Männchen. Pro Männchen gingen 10 Rufaufnahmen ein. Pro Rufaufnahme wurden der Mittelwert von 10 Einzelrufe im Hinblick auf die einzelnen Rufparameter analysiert und gemittelt. Für die Bestimmung der Rufrate einer Rufaufnahme wurde an drei verschiedenen Stellen je über ein Intervall von 2s die Anzahl der Rufe ausgezählt und gemittelt. Sowohl die Ruflänge ($F = 11,09$; $R = -0,29$; $R^2 = 0,09$; $T = -3,33$; $p = 0,001$; $y = 0,11 - 0,002 \cdot x$) als auch die Pulsrate ($F = 7,13$; $R = 0,24$; $R^2 = 0,06$; $T = 2,67$; $p < 0,01$; $y = 0,06 + 0,006 \cdot x$), Frequenz ($F = 8,42$; $R = 0,26$; $R^2 = 0,07$; $T = 2,90$; $p < 0,01$; $y = 3060 + 34,42 \cdot x$) und Rufrate ($F = 28,34$; $R = 0,44$; $R^2 = 0,19$; $T = 5,32$; $p < 0,001$; $y = 1,29 + 0,20 \cdot x$) wiesen einen Zusammenhang mit der Temperatur auf. Die Anzahl der Pulse ($F = 0,01$; $R = 0,01$; $R^2 = 0,0001$; $T = 0,08$; $p > 0,05$; $y = 14,29 + 0,02 \cdot x$) und der Duty Cycle ($F = 0,06$; $R = 0,02$; $R^2 = 0,001$; $T = 0,25$; $p > 0,05$; $y = 0,41 + 0,001 \cdot x$) waren hingegen unabhängig von der Temperatur.

Anhang VI A. lineare Regression zwischen einzelnen Rufparametern (Ruflänge: $F = 11,09$; $R = -0,29$; $R^2 = 0,09$, Anzahl der Pulse: $F = 0,01$; $R = 0,01$; $R^2 = 0,0001$, Pulsrate: $F = 7,13$; $R = 0,24$; $R^2 = 0,06$, Frequenz: $F = 8,42$; $R = 0,26$; $R^2 = 0,07$, Ruftrate: $F = 28,34$; $R = 0,44$; $R^2 = 0,19$ und Duty Cycle: $F = 0,06$; $R = 0,02$; $R^2 = 0,001$) männlicher Erdbeerfröschen und der herrschenden Lufttemperatur. $N = 12$ Männchen. Pro Männchen gingen 10 Rufaufnahmen ein. Pro Rufaufnahme wurden der Mittelwert von 10 Einzelrufe im Hinblick auf die einzelnen Rufparameter analysiert und gemittelt. Für die Bestimmung der Ruftrate einer Rufaufnahme wurde an drei verschiedenen Stellen je über ein Intervall von 2s die Anzahl der Rufe ausgezählt und gemittelt.

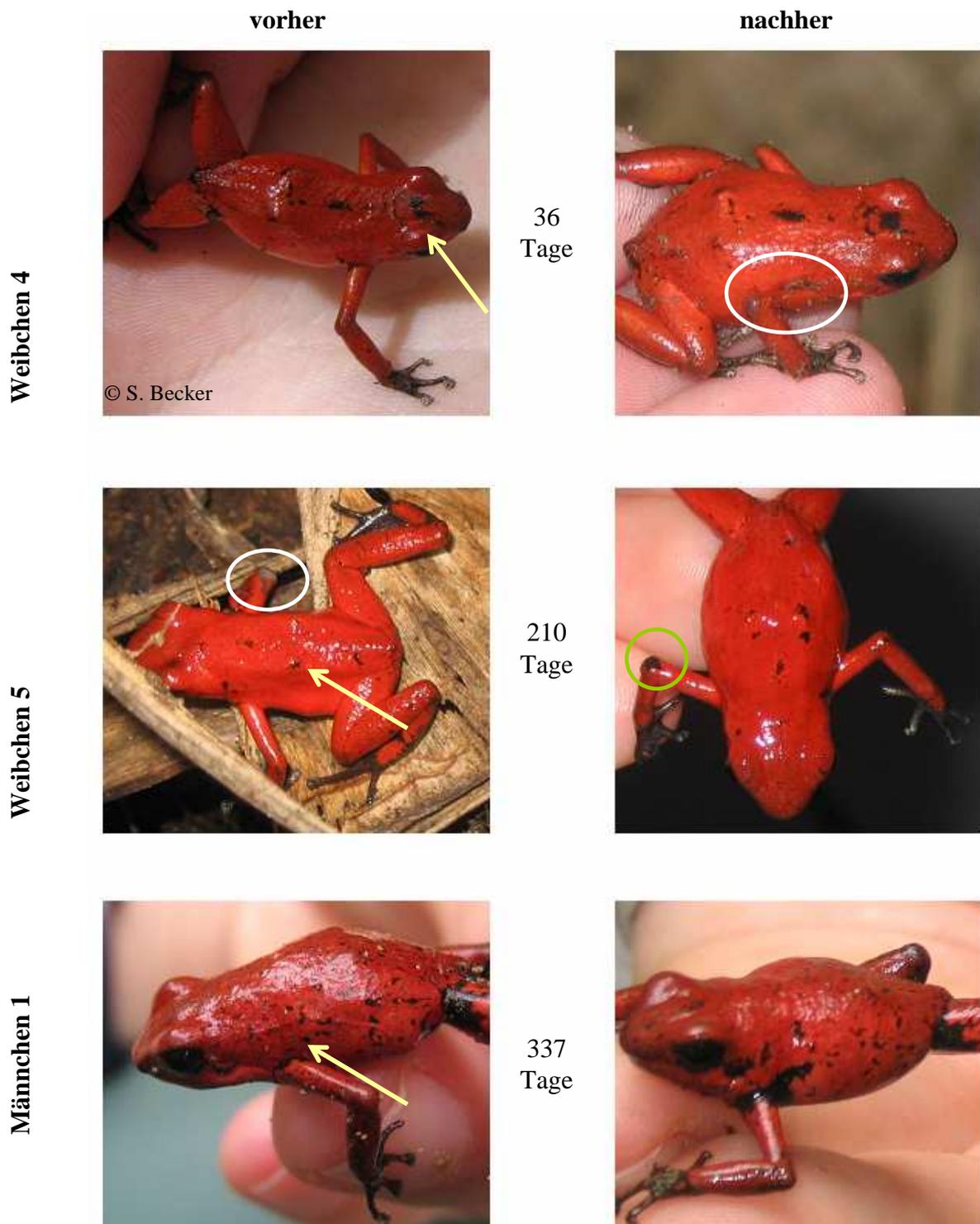
Rufparameter	Standardfehler		Standardfehler			
	Beta	Beta	B	B	T	p
Ruflänge [s]	0,29	0,09	-0,002	0,0006	3,33	= 0,001
Anzahl der Pulse	0,007	0,09	0,01602	0,198392	0,08	> 0,05
Pulsrate [Pulse/ms]	0,24	0,09	0,006	0,002	2,67	< 0,01
Frequenz [Hz]	0,26	0,089	34,42	11,86	2,90	< 0,01
Ruftrate [Rufe/s]	0,44	0,083	0,20	0,038	5,32	< 0,001
Duty Cycle [s/s]	0,023	0,092	0,0008	0,003	0,25	> 0,05

Anhang VI B. Vergleich zwischen den Rufen eines Männchens in Abhängigkeit von der Anwesenheit oder Abwesenheit eines Weibchens. Pro Männchen und Parameter wurden alle Rufaufnahmen mit Weibchen anwesend bzw. Weibchen abwesend gemittelt. Angewandeter Test: Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben.

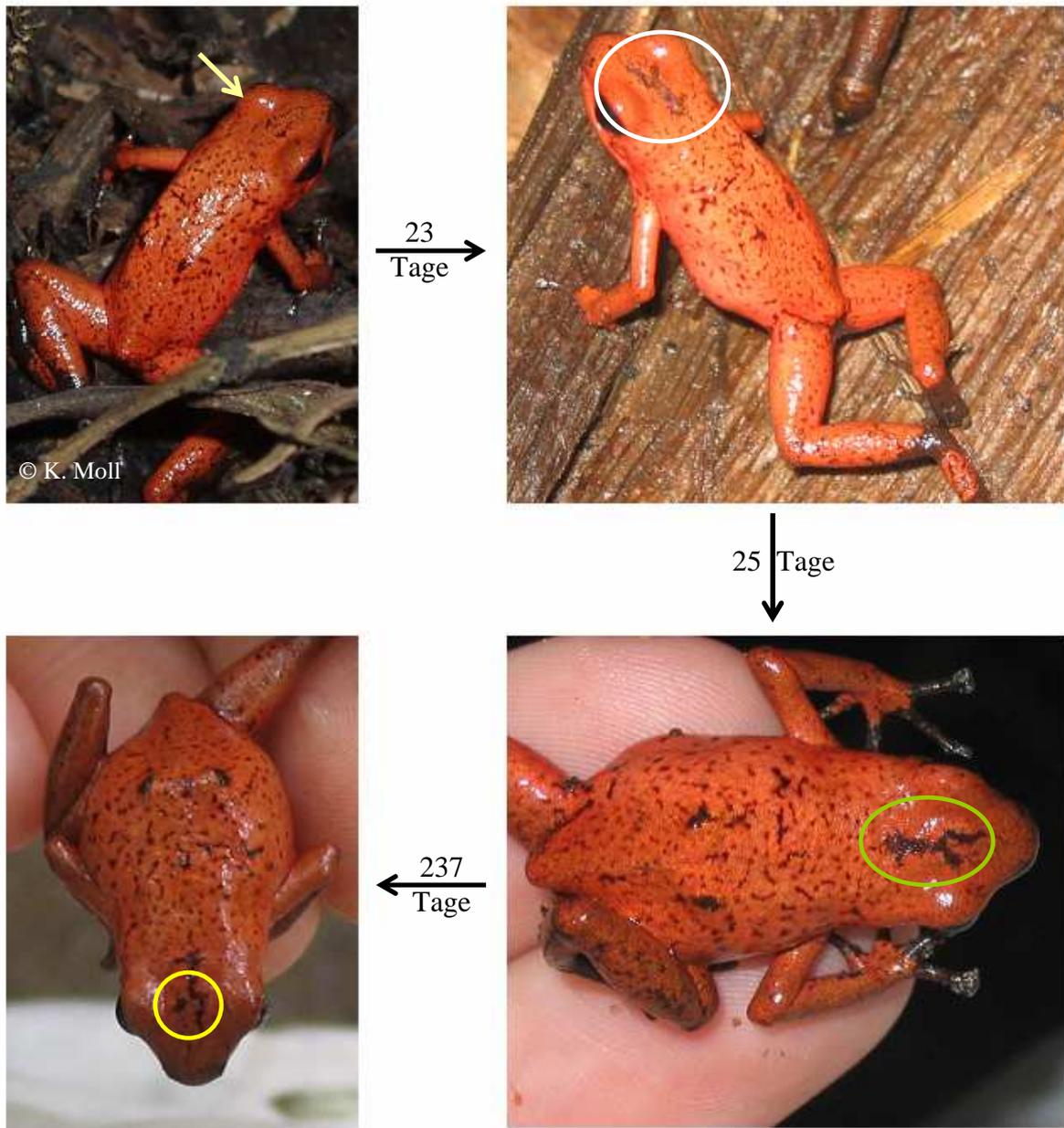
Rufparameter	♀ anwesend		♀ abwesend		T	Z	p
	N	Mittelwert $\pm S_D$	N	Mittelwert $\pm S_D$			
Ruflänge [s]	17	0,07 \pm 0,01	16	0,07 \pm 0,01	48,00	1,03	> 0,05
Anzahl der Pulse	17	15,39 \pm ,86	16	15,60 \pm 3,08	56,5	0,59	> 0,05
Pulsrate [Pulse/ms]	17	0,23 \pm 0,04	16	0,23 \pm 0,04	68	0	> 0,05
Frequenz [Hz]	17	3962 \pm 145,84	16	3975 \pm 186,54	54	0,72	> 0,05
Ruftrate [Rufe/s]	17	6,74 \pm 0,38	16	6,20 \pm 0,52	1,00	3,46	< 0,001
Duty Cycle [s/s]	17	0,43 \pm 0,03	16	0,42 \pm 0,04	37	1,6	> 0,05



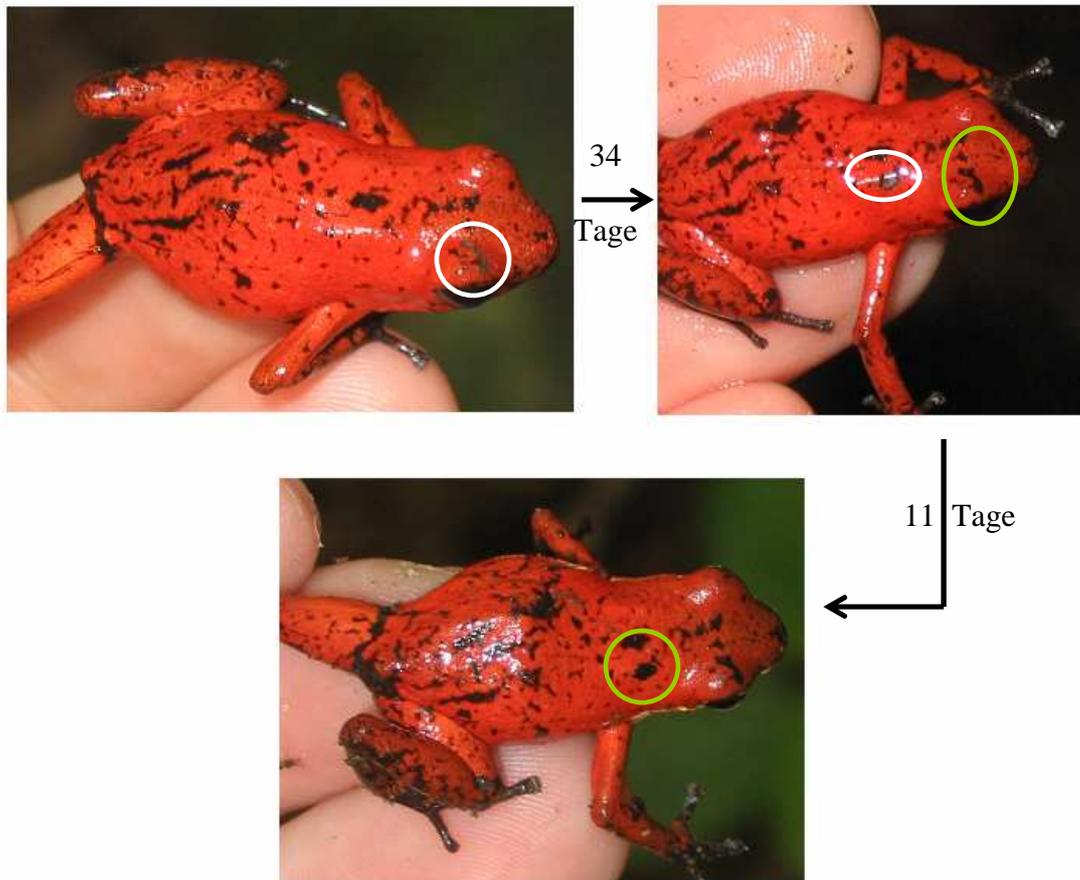
Anhang VII A. Erstmalige Dokumentation bisher unbekannter Veränderungen der Rückenmuster bei *O. pumilio* im Verlauf der Zeit. Die Zahlen stellen die Anzahl der Tage dar, die zwischen den Aufnahmen eines Individuums liegen. Die gelben Pfeile kennzeichnen die auffälligsten, sich verändernden Partien. Es zeigte sich eine mit einer Formveränderung einhergehende Vergrößerung oder Verkleinerung von dunklen Flecken und Linien sowie das Auftreten völlig neuer Flecken.



Anhang VII B. Erstmalige Dokumentation bisher unbekannter Veränderungen der Rückenmuster bei *O. pumilio* im Verlauf der Zeit. Die Zahlen stellen die Anzahl der Tage dar, die zwischen den Aufnahmen eines Individuums liegen. Die gelben Pfeile kennzeichnen die auffälligsten, sich verändernden Partien. Es zeigte sich eine mit einer Formveränderung einhergehende Vergrößerung oder Verkleinerung von dunklen Flecken und Linien sowie das Auftreten völlig neuer Flecken. Die hellen Ringe umkreisen Stellen, die Hautverletzungen aufweisen. Die grünen Ringe umkreisen Stellen, die Hautverletzungen aufwiesen und sich nun zu schwarzen Flecken der selben Form und Größe gewandelt haben.



Anhang VII C. Erstmalige Dokumentation bisher unbekannter Veränderungen der Rückenmuster bei *O. pumilio* im Verlauf der Zeit. Die schwarzen Pfeile kennzeichnen die Reihenfolge, in der die Fotos entstanden. Die Zahlen stellen die Anzahl der Tage dar, die zwischen den Aufnahmen eines Individuums liegen. Die gelben Pfeile kennzeichnen die auffälligsten, sich verändernden Partien. Es zeigte sich eine mit einer Formveränderung einhergehende Vergrößerung oder Verkleinerung von dunklen Flecken und Linien sowie das Auftreten völlig neuer Flecken. Die hellen Ringe umkreisen Stellen, die Hautverletzungen aufweisen. Die grünen Ringe umkreisen Stellen, die Hautverletzungen aufwiesen und sich nun zu schwarzen Flecken derselben Form und Größe gewandelt haben. Der gelbe Ring kennzeichnet sich allmählich auflösende schwarze Pigmente.



Anhang VII D. Erstmalige Dokumentation bisher unbekannter Veränderungen der Rückenmuster bei *O. pumilio* im Verlauf der Zeit. Die schwarzen Pfeile kennzeichnen die Reihenfolge, in der die Fotos entstanden. Die Zahlen stellen die Anzahl der Tage dar, die zwischen den Aufnahmen eines Individuums liegen. Es zeigte sich eine mit einer Formveränderung einhergehende Vergrößerung oder Verkleinerung von dunklen Flecken und Linien sowie das Auftreten völlig neuer Flecken. Die hellen Ringe umkreisen Stellen, die Hautverletzungen aufweisen. Die grünen Ringe umkreisen Stellen, die Hautverletzungen aufwiesen und sich nun zu schwarzen Flecken derselben Form und Größe gewandelt haben.

- Persönliche Beobachtungen im Freiland zeigten, dass sich die individuellen Rückenmuster der Tiere im Verlauf der Zeit veränderten, sich auflösten oder neu entstanden
- Die Identifizierung der durchschnittlich nur 2,37 cm großen Tiere anhand individueller Muster wurde somit stark erschwert
- Die Ursache für neu entstandene Flecken und Linien schien in Hautverletzungen zu liegen, welche sich die Tiere vermutlich während aggressiver Interaktionen mit Artgenossen oder durch Stürze von erhöhten Positionen aus der Vegetation zuzogen.
- Möglicherweise wurde ein Pigment (z.B. Melanin) in die geschädigten Bereiche eingelagert, um diese vor UV-Schäden zu schützen. Denkbar wäre, dass sich die Pigmente mit zunehmender Wundheilung allmählich wieder auflösten.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich all jenen meinen Dank aussprechen, die in irgendeiner Weise zum Gelingen der vorliegenden Arbeit beigetragen haben.

An erster Stelle möchte ich mich bei Frau Prof. Dr. Heike Pröhl und Herrn Prof. Dr. K.E. Linsenmair für die hervorragende Betreuung meiner Dissertation bedanken. Ihre Ratschläge und kritischen Bemerkungen haben entscheidend zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Heike stellte mir darüber hinaus bereitwillig die benötigten Ausrüstungsgegenstände bzw. die finanziellen Mittel zu deren Beschaffung zur Verfügung.

Mein nächstes Dankeschön gilt Susanne Becker, Karin Moll, Alexander Keller, Claudia Ramenda, Ulrike Freisen, Esther Müller, Angelika Kronhardt, Ulrike Hartmann, Björn Marschall, Isabelle Schulz, Franziska Grözinger sowie Jairo Dominguez. Erst ihre tatkräftige Unterstützung ermöglichte die umfangreiche Datenaufnahme. Unvergesslich werden mir das mehrmalige filmreife Kamikazekochen, durchs Dickicht hallende bilaterale Rätsel, die am Ziel vorbeischießende Wanderung zum Wasserfall, die Aktion „der Fisch muss weg“, das Fußballspiel „Alle gegen Einen“, das wir trotzdem verloren, das adrenalinreiche Verlassen der Insel während der Flut, die Ausflüge nach Panama, die Begegnung zwischen Mensch und Torsalo sowie noch viele, viele weitere Erlebnisse bleiben. Ihre Freundschaft machte die Herrschaft des Häuptlings und seiner Frau erträglich.

Den im Laufe der Zeit wechselnden Parkwächtern der Biologischen Station und dem MINAE danke ich für die Unterbringung in der Station. Vor allem Miranda, aber auch Mario, Oscar, Roger, Charles und Aracelly möchte ich an dieser Stelle für Ihre Unterstützung danken. Dem MINAE und besonders Earl Junnier und Javier Guevara danke ich für die Ausstellung der Forschungs- und Exporterlaubnis.

Federico Bolaños möchte ich vor allem für die Bereitstellung eines Computers inklusive der nötigen Bioakustik-Software an der Universidad de Costa Rica danken. Die Herstellung synthetischer Rufe wäre ansonsten vor Ort nicht möglich gewesen. Darüber hinaus stellte er mir die für den Erhalt eines Visums nötigen Unterlagen aus und hatte stets ein offenes Ohr für mich.

Prof. Dr. Ulmar Grafe danke ich für seine Anregungen vor Beginn der Feldarbeiten, seine hilfreichen Kommentare am Manuskript und seine Diskussionsbereitschaft. Bei Prof. Dr. Walter Hödl und Johannes Penner bedanke ich mich ebenfalls für ihre Anmerkungen und Kritik am Manuskript.

Auch bei Astrid Krug, PD Dr. Sabine Schmidt, Marin Joly, Frank Scherbarth und Rüdiger Brünning möchte ich mich recht herzlich bedanken. Dr. Sabine Schmidt und Astrid danke ich vor allem für ihre Diskussionsbereitschaft. Marin unterstützte mich beim Kampf mit ArcView. Frank schrieb für mich ein Programm zur Umwandlung meiner Positionsdaten, was mir mehrere Wochen Arbeit erspart hat. Rüdiger Brünning stand hilfsbereit bei allen graphischen Problemchen zur Seite.

Frank Scheiner möchte ich für die reichhaltige „Innenausstattung“ ☺ des Computers und seine Hilfe beim rätselhaften Erstkontakt mit Avisoft danken. Auch für die Gestaltung des musikalischen Rahmenprogramms ☺ während meiner 2-jährigen Abwesenheit bin ich ihm sehr dankbar.

Mein besonderer Dank gilt Andrea Bernecker, die sich selbstlos bereit erklärte, zunächst mein „kleines“ Findelkind und später auch mich bei sich aufzunehmen. Ich fand in San Jose nicht nur ein Dach über dem Kopf sondern vor allem ein Zuhause und eine wunderbare Freundin.

Bei Cesar, Fernando und Manrique möchte ich mich vor allem für ihre Freundschaft und die tolle gemeinsame Zeit bedanken.

Besonders dankbar bin ich für die idealistische, emotionale und tierische ☺ Unterstützung durch meine Familie. Sie hinter mir zu wissen, verleiht Kraft, Aufwind und Motivation.

Dem Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) sowie der Deutschen Forschungsgesellschaft (DFG) danke ich für die Finanzierung der vorliegenden Doktorarbeit.

Lebenslauf

Ivonne Meuche

Persönliche Daten

Geburtsdatum	01.03.1978
Geburtsort	Schmölln
Staatsangehörigkeit	Deutsch
Dienstadresse	Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover Bünteweg 17, 30559 Hannover
Familienstand	ledig
Telefon	0511-9538752
Email	ivonne.meuche@tiho-hannover.de

Ausbildung

08/2004 – 01/2009	Promotionsstudium der Biologie, Leibniz Universität Hannover, Betreuer: Prof. Dr. H. Pröhl, Prof. Dr. K.E. Linsenmair Dissertation: Untersuchungen zu Taktik und Kriterien der Weibchenwahl sowie zur Bedeutung von Kommunikationssignalen bei einem neotropischen Pfeilgiftfrosch: <i>Oophaga pumilio</i> Abschluss: Dr. rer. nat.
3/1999-02/2003	Studium der Biologie (Diplom), Julius-Maximilians-Universität Würzburg Hauptfach: Tierökologie und Tropenbiologie, 1. Nebenfach: Tierphysiologie und Soziobiologie, 2. Nebenfach: Mikrobiologie Diplomarbeit: Untersuchung energetischer Limitierungen und anderer fortpflanzungsrelevanter Parameter bei <i>Hyla arborea</i> (Anura, Hylidae) Abschluss: Dipl-Biol.

07/2000 – 07/2001	Studium der Tropenbiologie und Tierökologie, Universidad de Costa Rica
10/1996-02/1999	Studium der Biologie (Vordiplom), Friedrich-Schiller-Universität Jena
1996	Hochschulreife, Karl-Theodor-Liebe Gymnasium Gera

Feldaufenthalte/ Auslandsaufenthalte

Costa Rica, Panama, Nicaragua, Ecuador, Deutschland

Publikationen mit Peer Review

MEUCHE, I., K.E. LINSENMAIR und H. PRÖHL (submitted). Female mate choice tactic and preferences in the neotropical strawberry poison frog, *Oophaga pumilio*. Behav Ecol

MEUCHE, I., K.E. LINSENMAIR und H. PRÖHL (submitted). Influence of intrasexual competition between males on territory size and acoustic communication signals in the strawberry poison frog (*Oophaga pumilio*). Behav Ecol Sociobiol

MEUCHE, I., K.E. LINSENMAIR und H. PRÖHL (submitted). Female territoriality in the strawberry poison frog (*O.pumilio*). Copeia

MEUCHE, I. (in press). Changes of individual colour patterns in the strawberry dart poison frog *Oophaga pumilio* (Anura: Dendrobatidae). Salamandra

MEUCHE, I. und T.U. GRAFE. 2009 . Influence of energetic limitations on breeding behaviour of male European treefrogs (*Hyla arborea*).BMC Ecology 9:1

GRAFE, T.U. und I. MEUCHE. 2005. Estimate of chorus tenure and population size of male European treefrogs *Hyla arborea*: implications for conservation. *Amphibia-Reptilia*. Vol.26 (4): 437-444

MEUCHE, I. und T.U. GRAFE. 2004. VAlpha- tags – an alternative method for marking *Hyla arborea*? *Zeitschrift für Feldherpetologie*. Supplement 5

Publikationen ohne Peer Review

MEUCHE, I. (in press). *Oophaga pumilio* – Ein Pfeilgiftfrosch im Brennpunkt der Forschung. *Terraria*

MEUCHE, I. 2008. Costa Ricas Hitoy Cerere, das Tor zum Land des Sibú. *Terraria* 13: 70-81

MEUCHE, I. 2004. Auf den Spuren des Rotaugenlaubfrosches. *DATZ*. 57 (1/2004): 12-15

MEUCHE, I. 2001. Agregación de renacuajos de *Bufo melanochloris* (Anura, Bufonidae) con relación a algunos factores abióticos y bióticos. In: F. Bolaños (ed.) *Curso de Biología de Campo*. Universidad de Costa Rica: 189-193